8.

DIE SELEKTIONSTHEORIE

EINE UNTERSUCHUNG

VON

AUGUST WEISMANN

ROYAL COLLEGE OF MUSIC
-3 NOV 10
LIBRARY

MIT 1 FARBIGEN TAFEL UND 3 TEXTFIGUREN.

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1909.

Von Geh. Rat Professor Dr. **Weismann** erschien ferner im Verlage von Gustav Fischer in Jena:

Über die Dauer des Lebens. Ein Vortrag. 1882. Preis: 1.50 Mark.

Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen.

Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Lebenserscheinungen dieser Gruppe. 1883. Atlas mit 24 Tafeln und 24 Bl. Erklärungen. Preis: 66 Mark.

Über die Vererbung. Ein Vortrag. Zweite Auflage. 1892. Preis: 1.50 Mark.

Über Leben und Tod. Eine biologische Untersuchung. Zweite Auflage. Mit 2 Holzschnitten. 1892. Preis: 2 Mark.

Die Kontinuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung. Ein Vortrag. Zweite Auflage. 1892. Preis: 2.50 Mark.

Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selektions-Theorie. 1886. Preis: 2.50 Mark.

Über die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung. 1887. Preis: 1.50 Mark.

Über die Hypothese einer Vererbung von Verletzungen.

Vortrag, gehalten am 20. September 1888 auf der Naturforscher-Versammlung zu Köln. 1889. Preis: 1.20 Mark.

Amphimixis oder die Vermischung der Individuen. Mit 12 Textabbildungen. 1891. Preis: 3.60 Mark.

Aufsätze über Vererbung und verwandte biolog. Fragen.

Mit 19 Textabbildungen. 1892. Preis: 2 Mark.

Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. 1892. Preis: 12 Mark.

Die Allmacht der Naturzüchtung. Eine Erwiderung an Herbert Spencer. 1893. Preis: 2 Mark.

Äußere Einflüsse als Entwickelungsreize. 1894. Preis: 2 Mark.

Neue Versuche zum Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge. Abdr. a. d. Zoolog. Jahrb., Abt. f. Syst. Bd. VIII. 1895. Preis: 1.50 Mark.

Neue Gedanken zur Vererbungsfrage. Eine Antwort an Herbert Spencer. 1895. 1.50 Mark.

Über Germinal-Selektion. Eine Quelle bestimmt gerichteter Variation. 1896. Preis: 2 Mark.

Tatsachen und Auslegungen in Bezug auf Regeneration.

Abdr. a. d. Anat. Anz., 1899, Bd. XV. 1899. Preis: 60 Pf.

Vorträge über Descendenztheorie, gehalten an der Universität zu Freiburg i. Br. Mit 3 farbigen Tafeln u. 131 Textfig. Zweite verb. Aufl. 1904 Preis: 10 Mark, geb. 12 Mark.

Charles Darwin und sein Lebenswerk. Festrede, gehalten zu Freiburg i. Br. am 12. Februar 1909. Preis: 75 Pf.

DIE
SELEKTIONSTHEORIE

EINE UNTERSUCHUNG

VON

AUGUST WEISMANN

ROYAL COLLEGE OF SURGEONS
-3 NOV 1
LIBRARY

MIT 1 FARBIGEN TAFEL UND 3 TEXTFIGUREN.

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1909.

Alle Rechte vorbehalten.

Weimar. — Druck von R. Wagner Sohn.

Vorwort.

Schwerlich würde ich dazu gekommen sein, mich noch einmal über Selektion auszusprechen, wäre ich nicht von Seiten der Universität Cambridge dazu aufgefordert worden, und hätte es sich nicht um einen Beitrag zu der Festschrift gehandelt, welche diese altberühmte Universität ihrem großen Schüler Charles Darwin zu seinem hundertsten Geburtstag vorbereitete.

Meine Ansicht über die hohe Bedeutung der Auslese-Theorie ist heute noch dieselbe, wie ich sie so manches Mal schon im Laufe der letzten fünf Dezennien dargelegt habe; auch hätte ich im Voraus nicht geglaubt, daß sich heute noch viel Neues darüber sagen lasse. Erst während, und besonders nach der Ausarbeitung dieses Aufsatzes bin ich darüber anderer Ansicht geworden, und erst Monate nach der Absendung des für England bestimmten Manuskriptes, kam mir der Gedanke, daß man diese Theorie doch noch fester begründen könnte, als es bisher geschehen war, daß man die Wirklichkeit von Auslesevorgängen in der Natur nicht blos, wie ich bisher geglaubt hatte, in hohem Grade wahrscheinlich machen, sondern daß man sie beweisen könne.

Die logische Berechtigung derselben war ja auch bisher schon sicher. Gab man einmal die Voraussetzungen zu, so folgte alles Andere von selbst wie bei einem mathematischen Calcül. Aber eben die Voraussetzungen ließen sich nicht überall feststellen: man konnte in keinem Falle der unzähligen Anpassungen, die wir an den Organismen beobachten, nachweisen, daß schon ihre ersten und kleinsten Anfänge von Vorteil für ihren Träger waren, von solchem Vorteil nämlich, wie wir ihn mit dem Wort „selektionswertig“ bezeichnen, Vorteile also, deren Besitz oder Nichtbesitz unter Um-

ständen über Leben und Tod ihres Trägers entscheiden, jedenfalls sein Überleben in Nachkommen vereiteln können.

Erst während des weiteren Nachsinnens über das, was ich für den Darwin-Gedächtnisband geschrieben hatte, und was inzwischen in englischer Sprache schon gedruckt worden war[1]), kam mir die Einsicht, daß es doch Fälle gebe, in denen der Selektionswert der Anfangs- und Steigerungsstufen des natürlichen Ausleseprozesses klar vor unseren Augen liegt, Fälle, die somit die Frage nach der Wirklichkeit von solchen Prozessen entscheiden.

Ich habe nun hier meinen ursprünglichen Aufsatz im Ganzen zwar unverändert, so wie er im Englischen jetzt erschienen ist, wieder abdrucken lassen, aber mit Einschaltung einiger Stellen, die sich auf die eben erwähnte neue Erkenntnis beziehen.

Allerdings war die Wahrscheinlichkeit für die Selektionstheorie auch ohne einen förmlichen Beweis schon eine sehr hohe, aber wir wissen ja, wie viele Bedenken und Zweifel, ja wie manch souverain abschätzige Urteile gerade in neuerer Zeit über dieses „Ammenmärchen" von der Selektion wiederholt ergangen sind, und Gewißheit ist in jedem Fall auch einer hohen Wahrscheinlichkeit noch vorzuziehen.

Freiburg i. Br., 17. Juni 1909.

August Weismann.

[1]) Dieser ist inzwischen erschienen unter dem Titel „Darwin and modern science" und enthält 29 Abhandlungen und ein Vorwort von Professor C. Seward. „Cambridge at the University Press" 1909.

Inhalts-Verzeichnis.

Seite

I. Der Selektionsgedanke 1
II. Das „Lamarck'sche Prinzip“ 6
III. Einwürfe gegen die Theorie 7
1. Sprungweise Entwicklung 7
2. Selektionswert der Anfangsstufen 10
3. Coadaption oder harmonische Anpassung 20
IV. Ableitungen aus der Selektionstheorie 25
1. Germinalselektion 25
2. W. Roux's „Kampf der Teile“ 35
V. Gründe für die Wirklichkeit von Selektionsvorgängen . . . 37
1. Sexuelle Selektion 37
2. Naturzüchtung 46
Tafel-Erklärung 70

I.

Der Selektions-Gedanke.

Zahlreiche und sehr verschiedenartige Entdeckungen hat Charles Darwin im Laufe seines langen und arbeitsfreudigen Lebens gemacht, aber keine von ihnen hat einen so tiefgreifenden Einfluß auf die Wissenschaft und auf das Denken seiner Zeit ausgeübt, wie die Selektionstheorie. Ich glaube nicht, daß die Entwicklungslehre, nachdem sie Darwin von neuem wieder auf den Schild erhoben hatte, so leicht und verhältnismäßig rasch durchgedrungen wäre, hätte er sie nicht stützen können durch ein Prinzip, welches gerade das größte Rätsel, das die lebendige Natur uns aufgibt, in einfacher Weise zu lösen geeignet war, ich meine das Rätsel der Zweckmäßigkeit jeder Lebensform gegenüber ihren Lebensbedingungen, ihrer wunderbar genauen Anpassung an dieselben.

Jeder weiß, daß nicht Darwin allein das Selektionsprinzip entdeckt hat, daß vielmehr zu gleicher Zeit und unabhängig von ihm Alfred Russel Wallace auf denselben Gedanken gekommen ist. Wie so manches Mal in der Geschichte der Wissenschaft eine bedeutsame neue Erkenntnis in zwei Geistern zugleich aufgegangen ist, so war es auch hier. In der denkwürdigen Sitzung der Linnean Society von London am 1. Juli 1858 wurden — eingeführt von Lyell und Hooker — zwei Aufsätze verlesen, der eine geschrieben von Charles Darwin in Kent, der andere von Alfred Wallace in Ternate im malayischen Archipel, welche beide denselben Gedanken der Selektion entwickelten. Es war ein schönes Zeichen hoher Gesinnung, welche die beiden Forscher dazu trieb, neidlos und in freundschaftlicher Weise ihre Gedanken gemeinsam dem wissenschaftlichen Tribunal vorzulegen. So werden ihre

Namen in aller Zukunft neben einander am wissenschaftlichen Himmel glänzen als zwei der leuchtendsten Sterne.

Doch ich habe hier in erster Linie von Charles Darwin zu reden, dessen hundertsten Geburtstag diese Schrift mitzufeiern bestimmt ist.

Der Gedanke der Selektion war damals, als er von den beiden Forschern zuerst ausgesprochen wurde, vollkommen neu, er war auch zugleich so einfach, daß Huxley später von ihm sagen konnte, man begreift nicht, daß man nicht längst darauf gekommen ist. Wie Darwin nicht durch seine Vorgänger aus dem Beginn des Jahrhunderts zu dem Gedanken der Entwicklungslehre geführt worden war, sondern durch seine eigenen Beobachtungen, so war es auch mit dem Selektionsprinzip. Die unzähligen Fälle von Anpassung, z. B. die des Spechtes und des Laubfrosches an das Klettern, oder die Häkchen und federartigen Anhänge von Samen als Mittel der Verbreitung einer Pflanze, fielen ihm auf, und er sagte sich, daß die Anpassungen vor allem eine Erklärung fordern, will man daran denken, eine Entwicklungstheorie aufzustellen.

Da nun die Anpassungen auf Veränderungen hinweisen, die die Stammformen der heutigen Arten eingegangen sind, so galt es zunächst zu erforschen, wie weit die Arten überhaupt veränderlich sind. So wandte Darwins Aufmerksamkeit sich vor allem der Erscheinung des Variierens zu und der Art, wie der Mensch seit alter Zeit schon Nutzen gezogen hat aus derselben durch Züchtung seiner Haustiere und Kulturpflanzen. Er studierte, wie die Züchter es anfangen, um den Bau und die Erscheinung einer Art nach ihren Zwecken umzugestalten, und es wurde ihm bald klar, daß dabei die Auswahl zur Nachzucht die Hauptrolle spielt.

Wie sollte es aber möglich sein, daß sich solche Vorgänge in der freien Natur abspielten? Wer ist hier der Züchter, der die Auswahl trifft, die Einen zur Nachzucht bestimmt, die Andern verwirft? Das war die Frage, die längere Zeit ein Rätsel für ihn blieb.

Darwin erzählt selbst, wie ihm dann plötzlich die Erleuchtung kam. Er hatte gerade zu seinem Vergnügen das Buch von Malthus "on Population" gelesen, und da er längst durch zahlreiche Beobachtungen sich darüber klar geworden war, daß jede Art viel mehr Nachkommen hervorbringt als zur Reife gelangen, daß also der größte Teil der Nachkommen-

schaft zu Grunde geht, ehe er selbst wieder Nachkommen hervorbringt, so kam ihm der Gedanke, es möchte hier nicht bloß der Zufall entscheiden, wer untergehen und wer zur Reife und zur Fortpflanzung gelangen soll, sondern die für die Lebenserhaltung bessere oder weniger günstige Beschaffenheit der Individuen möchte diese Entscheidung geben. Mit diesem Gedanken war der Grund zur Selektionstheorie gelegt.

Die künstliche Züchtung besteht darin, daß der Züchter unter seiner Rasse nur solche Individuen zur Nachzucht auswählt, welche den ihm wünschenswerten Charakter in irgend einem höheren Grade besitzen als die anderen. Die Nachkommen bekommen dann teilweise denselben Charakter, oft sogar in noch höherem Grade, und indem diese Methode durch mehrere Generationen fortgeführt wird, ändert die Rasse in Bezug auf den betreffenden Charakter ab.

Die natürliche Züchtung beruht auf denselben drei Faktoren wie die künstliche: auf der Variabilität, der Vererbung und der Auswahl zur Nachzucht, welch' letztere aber hier nicht durch einen Züchter erfolgt, sondern durch das, was Darwin den „Kampf ums Dasein" genannt hat. Dieser letzte Faktor gehört mit zu den Besonderheiten der Darwinschen Naturauffassung. Daß es Raubtiere gibt, die in jeder Generation einen Teil der Nachkommen ihrer Beutetiere vernichten, daß es Pflanzenfresser gibt, die jede Generation der Pflanzen dezimieren, wußte man schon früher, aber daß neben dieser regelmäßigen Zerstörung noch ein scharfer Wettbewerb um Nahrung und Raum in den Bestand der Arten eingreift und die Vermehrung einschränkt, daß die Ungunst der klimatischen Einflüsse den Untergang zahlreicher Individuen einer jeden Art bewirkt, das hat erst seit Darwin die nötige Aufmerksamkeit gefunden. Der Kampf ums Dasein „struggle for existence", den Darwin an Stelle des menschlichen Züchters in die Natur einsetzt, spielt nicht direkt zwischen Räuber und Beutetier, sondern er ist der ideale Wettbewerb um das Überleben zwischen den Individuen derselben Art, von denen durchschnittlich immer nur die Widerstandsfähigsten übrig bleiben zur Fortpflanzung, während die anderen minder günstig Beschaffenen unterliegen. Dieser Kampf ist ein so scharfer, daß auf einem abgeschlossenen und in seinen Lebensbedingungen lange Zeit unveränderten Wohngebiet von jeder Art, sei sie wenig fruchtbar oder stark, immer nur durchschnittlich zwei

Individuen von den Nachkommen jeden Paares übrig bleiben werden: die übrigen gehen zu Grunde, unterliegen ihren Feinden und allen möglichen Schädlichkeiten des Klimas und des Zufalls. Hohe Fruchtbarkeit ist also nicht ein Zeichen ungewöhnlichen Gedeihens einer Art, sondern nur das einer sehr stark gefährdeten Entwicklung; von den sechs Nachkommen, die ein Elefantenpaar in seinem Leben hervorbringt, überleben nur zwei auf einem solchen idealen Wohngebiet, von der Million Eier, welche zwei Spulwürmer hinterlassen, ebenfalls nur zwei. Man kann also die Gefahren, welche das Leben der Nachkommenschaft einer Art bedrohen, die Gefahren des Zufalls eingeschlossen, an der Höhe ihrer Zerstörungsziffer abschätzen oder — da wir diese nicht direkt ermitteln können — an ihrer Fruchtbarkeit.

Ich mußte an diese Verhältnisse erinnern, an die kaum zu fassende Höhe der Zerstörung, die in jeder Generation sich wiederholt, wenn ich auch an dieser Stelle sie nicht ausführlich und anschaulich darstellen kann. Wenn auch eine große Zahl von Nachkommen dem Zufall zum Opfer fällt, so wird doch unter den übrigen die geringere oder bessere Beschaffenheit des Organismus die „Auswahl zur Nachzucht" bestimmen, und es wäre nicht zu begreifen, wenn in diesem Wettbewerb nicht schließlich, d. h. durchschnittlich die Bestausgerüsteten überleben, d. h. bis zur Fortpflanzung sich erhalten sollten.

So ist also das Prinzip der Naturzüchtung die Auslese der Besten zur Nachzucht, mag nun das „besser" sich auf die ganze Konstitution, auf einen, mehrere oder viele Teile, oder auf ein oder mehrere Stadien der Entwicklung beziehen. Jedes Organ, jeder Teil, jede Eigenschaft eines Tieres, eingeschlossen Fruchtbarkeit und Intelligenz muß auf diese Weise verbessert und allmählich im Laufe der Generationen auf den erreichbar höchsten Stand seiner Vollkommenheit hinaufgehoben werden. Und nicht bloß Steigerung schon vorhandener Teile, sondern ebensowohl neue Teile und Organe werden auf diese Weise geschaffen, indem langsam und in kleinen Schritten der individuellen oder „fluktuierenden" Variation" hier ein Teil hinzugesetzt, dort einer weggenommen und dadurch Neues geschaffen wird.

Mit dem Selektionsprinzip war das Rätsel gelöst, wie es denkbar sei, daß das Zweckmäßige ohne Eingreifen einer zwecksetzenden Kraft zu Stande kommt, das Rätsel, welches

die lebende Natur von allen Enden und Ecken her unserem Begreifen entgegenhält, und welchem gegenüber auch der Geist eines Kant keinen Ausweg wußte und ein Verständnis für unmöglich und nicht zu hoffen hielt. Denn wollten wir auch eine Entwicklungskraft annehmen, welche die ursprünglichsten, einfachsten Lebensformen in immer höhere verwandeln müßte, welche also die ursprüngliche Gleichförmigkeit der Urzeit in die unendliche Mannigfaltigkeit von heute übergeführt hätte, so würde man daraus allein doch niemals ableiten können, warum jede dieser zahllosen, für bestimmte Lebensverhältnisse eingerichteten Formen jedesmal grade in dem passenden Moment der Erdgeschichte auftrat, zu welchem ihre Zweckmäßigkeiten paßten, und warum immer gerade an dem richtigen Ort, an welchem allein die zu ihren Zweckmäßigkeiten gehörenden Bedingungen sich vorfanden: die Kolibris zur Zeit der Blumen und in den Bergwäldern Südamerikas, die Trichine zur Zeit des Schweins, die rindenfarbige Raupe zur Zeit des Eichbaumes, und der wespenähnliche Schmetterling zur Zeit der ihn schützenden Wespe. Ohne Selektionsvorgänge müßten wir eine „prästabilierte Harmonie" nach dem berühmten Leibnitz'schen Muster annehmen, durch welche die Uhr der Entwicklung der Lebensformen aufs genaueste gleichginge mit der der Erdgeschichte! Alle Lebewesen sind eben aufs engste ihren Lebensbedingungen angepaßt und können nur unter diesen Bedingungen überhaupt ausdauern.

Es muß also ein innerer Zusammenhang bestehen zwischen den Bedingungen und dem zweckmäßigen Bau des Organismus, und da die Lebensbedingungen nicht durch das Tier gesetzt sein können, so müssen die Zweckmäßigkeiten durch die Lebensbedingungen hervorgerufen worden sein.

Wie das zu denken sei, das lehrt uns die Selektionstheorie, insofern sie uns begreifen läßt, daß zwar fortwährend Unzweckmäßiges so gut als Zweckmäßiges sich bildet, daß aber allein das Zweckmäßige überdauert, das Unzweckmäßige aber schon in seiner Entstehung wieder zu Grunde geht. Es ist die alte Weisheit, welche schon Empedocles vorahnend lehrte.

II.

Das „Lamarck'sche Prinzip".

Wie man weiß, hat Lamarck im Beginn des neunzehnten Jahrhunderts, genau fünfzig Jahre vor Darwin-Wallace's Selektionsprinzip zum ersten Mal eine förmliche Theorie der Entwicklungslehre aufgestellt. Dieser geniale Forscher suchte auch bereits seine Theorie zu stützen durch den Nachweis von Kräften, welche die Umwandlung der Lebewelt im Laufe der Zeiten bewirkt haben könnten. Neben anderen Faktoren machte er hauptsächlich den verstärkten oder verminderten Gebrauch der Teile des Körpers geltend, indem er annahm, daß die Kräftigung oder Schwächung, welche auf diese Weise im Laufe eines Einzellebens eintrete, sich auf die Nachkommen vererben und so zu einem Charakter der Art erhoben und gesteigert werden könne.

Auch Darwin hielt an diesem, in neuerer Zeit als „Lamarck'sches Prinzip" bezeichneten Umwandlungsfaktor fest, wenn er auch von der Vererbung funktioneller Abänderungen nicht völlig überzeugt war.

Da ich hier nur die Selektionslehre zu behandeln habe, will ich nicht näher auf die Lamarck'sche Hypothese eingehen, muß aber doch aussprechen, daß wir starke Zweifel an der Mitwirkung dieses Prinzips bei der Entwicklung hegen müssen. Nicht nur ist es kaum vorstellbar, wie eine Vererbung funktioneller Abänderungen möglich sein sollte, und dann ist es trotz aller Bemühungen vieler trefflicher Forscher bis zum heutigen Tage nicht gelungen, einen einzigen tatsächlichen Beweis für eine solche Vererbung nachzuweisen. Die Versuche Semon's an Pflanzen sind nach dem Urteil des Botanikers Pfeffer nicht richtig und auch die neuesten schönen Versuche von Dr. Kammerer mit Salamandern können, wie ich an anderer Stelle zu zeigen denke, nicht für Beweise nach dieser Richtung gelten, schon deshalb nicht, weil es sich dabei gar nicht um funktionelle Abänderungen handelt, auf welche allein das Lamarck'sche Prinzip sich bezieht.

III.

Einwürfe gegen die Selektions-Theorie.

1. Sprungweise Entwicklung.

Das Wesen der Darwin'schen Entwicklungslehre beruht auf der Häufung kleiner Abweichungen nach der Richtung der Nützlichkeit hin. Aber können solche kleine Variationen, wie sie allerdings fortwährend zwischen den Individuen derselben Art vorkommen, schon Selektionswert besitzen, können sie den Ausschlag darüber geben, wer überleben und wer unterliegen soll; können sie also durch Naturzüchtung gehäuft werden bis zur höchsten Ausbildung einer zweckmäßigen Abänderung?

Manchen erschien das so unwahrscheinlich, daß sie eine Entwicklung durch Sprünge von Art zu Art befürworteten. Kölliker verglich 1872 die Artentwicklung mit den Vorgängen, wie wir sie noch heute im Einzelleben beim Generationswechsel ihren Ablauf nehmen sehen. Aber ein Polyp bringt nur dadurch eine Meduse hervor, daß er selbst von einer solchen abstammt, und es kann schon deshalb keine Rede davon sein, daß jemals eine Meduse aus der Knospe eines Polypen plötzlich neu entstanden sei, weil beide Tierformen in ihrem ganzen Bau und allen Einzelheiten desselben aufs Genaueste ihren Lebensbedingungen angepaßt sind. Eine plötzliche Entstehung zahlreicher Anpassungen wäre aber auf natürlichem Wege nicht denkbar. Geht doch nicht einmal die Rückbildung einer Meduse aus einem frei schwimmenden Tier zu einem bloßen Brutsack (Gonophor) plötzlich und sprungweise vor sich, sondern in unmerklichen, säkularen Umwandlungen, wie uns die vielen, gleichzeitig nebeneinander lebenden Stufen dieses Rückbildungsprozesses bei verschiedenen Arten vor Augen führen. Wenn nun aber das Zurücksinken zum Bau eines einfachen Brutsackes nur in Übergängen, sehr langsam und auf jeder Stufe Jahrhunderte lang verharrend, vor sich gehen konnte, wie sollte die viel kompliziertere, aufsteigende Entwicklung in plötzlichem Sprunge möglich gewesen sein?

Ich halte dieses Argument einer weiten Ausdehnung fähig, denn überall, wo wir in der lebenden Natur auf Rückbildung

stoßen, erfolgt dieselbe in kleinen Schritten und mit einer nicht direkt wahrnehmbaren Langsamkeit, und ich glaube, wir dürfen daraus allein schon schließen, daß es auch mit der Vorwärtsentwicklung so sein müsse. Nur ist bei dieser das Ziel selten deutlich zu erkennen, während bei der Rückbildung der Ausgangspunkt des Vorgangs oft schon dadurch leicht zu erschließen ist, daß mehrere nahe verwandte Arten sich auf verschiedener Stufe des Entwicklungsprozesses befinden.

In späterer Zeit hat besonders Bateson den Gedanken einer sprungweisen, sog. diskontinuierlichen Entwicklung vertreten und eine Anzahl von Fällen gesammelt, in welchen leichtere oder stärkere Abänderungen plötzlich aufgetreten sind. Sie beziehen sich meist auf Haustiere, die schon seit lange hin und her gezüchtet und gekreuzt sind, und bei denen man sich nicht wundern kann, daß aus ihrem viel gemischten und beeinflußten Keimplasma unter Umständen auffallende Erscheinungen hervorgehen können, oft Formen, die stark an Mißbildungen erinnern und die auch sicherlich, ungeschützt vom Menschen in freier Natur nicht ausdauern könnten. Ich würde sie als Folgen einer gesteigerten Germinalselektion betrachten — wie ich vorgreifend hier gleich sagen will — und ihnen nach dieser Richtung hin ein besonderes Interesse nicht absprechen. Für die Artbildung aber scheinen sie mir schon wegen der immerhin großen Seltenheit ihres Vorkommens Bedeutung nicht zu besitzen.

Es gibt aber noch manche Abweichungen, welche ebenfalls plötzlich und sprungweise entstanden sind, wie schon Darwin genau und im Einzelnen besprochen hat: Die Blutbuche, die Trauerbäume, die Eichen mit „farnkrautartigen Blättern", viele Zierblumen usw.

Keine von allen diesen Abweichungen hat sich aber in freier Natur gehalten und zu einer ausdauernden Lebensform entwickelt.

Überall vielmehr, wo ausdauernde Lebensformen entstanden sind, finden sich auch Spuren einer allmählichen, schrittweisen Entstehung, auch da, wo man anfänglich eine sprungweise vor sich zu sehen glaubte.

So beim Saison-Dimorphismus, von dem die ersten bekannt gewordenen Fälle recht starke Verschiedenheiten der beiden Generationen, der Frühjahrs- und der Sommerbrut auf-

weisen, wie bei dem oft besprochenen und untersuchten Landkärtchen, *Vanessa levana-prorsa*.

Hier ist der Unterschied zwischen Färbung und Zeichnung der beiden Formen des Schmetterlings so groß und scheinbar so unvermittelt, daß man fast an eine plötzliche Umwandlung glauben möchte, aber durch bestimmte Temperaturen lassen sich alle Übergänge zwischen beiden hervorrufen, und wir kennen andere Schmetterlinge, z. B. unsere Weißlings-Arten, bei welchen die Unterschiede zwischen den beiden Generationen sehr viel geringer, ja so wenig auffallend sind, daß sie vom Laien kaum beachtet werden. Also auch hier kleine Anfangsstufen, zum Teil sogar solche, die als Anpassungen aufgefaßt werden müssen, wie die grün-gesprenkelte Unterseite bei manchen Weißlings-Arten, welche täuschend den Eindruck von Petersilien- oder Cardamine-Blättern machen.

Wenn es aber auch sprungweise Abänderungen gibt, so läßt sich doch nicht annehmen, daß sie jemals zu Formen geführt haben, die lebensfähig waren unter den Bedingungen des freien Lebens. Die Erfahrung zeigt dann auch, daß bei plötzlich abgeänderten Pflanzen die Erhaltungsfähigkeit herabgesunken ist. Korschinsky spricht ihnen eine allgemeine Schwäche der Organisation zu: „sie blühen häufig spät, bringen wenige Samen zur Reife und zeigen eine große Empfindlichkeit gegen Kälte.“ Dies sind aber keine Eigenschaften, die zum Sieg führen im Kampf ums Dasein.

Es sei hier auch noch die im letzten Jahrzehnt viel besprochene Ansicht von H. de Vries erwähnt, welcher die Wurzel der Umbildungen in sprungartig aus inneren Ursachen auftretenden Abänderungen zu erkennen glaubt und diese sog. „Mutationen“ von den gewöhnlichen individuellen Variationen dadurch unterscheidet, daß sie erbbeständig seien, das heißt, daß sie bei Binnenzucht sich stets rein auf die Nachkommen übertragen. Ich habe schon früher die Schwächen dieser Theorie aufzuweisen versucht[1]), und möchte hier um so weniger darauf zurückkommen, als es sich jetzt zeigt[2]), daß die weittragenden Schlüsse, welche de Vries auf seine Beobachtungen an der Nachtkerze *Oenothera Lamarckiana* aufgebaut hat, auf unsicherem Grunde ruhen.

---

[1]) Vorträge über Descendenztheorie, Jena 1904.

[2]) Siehe Poulton „Essays on Evolution“, Oxford 1908, p. XIX, XXII.

Die Pflanze, von welcher de Vries zahlreiche neue „Arten" entstehen sah (seine „Mutationen"), war nicht, wie er annahm, eine wilde, aus Amerika nach Europa rein übergesiedelte Art, sondern wahrscheinlich eine Mischform, die zuerst im Pariser Pflanzengarten gefunden wurde, in Amerika aber als wilde Art nirgends zu existieren scheint.

Damit würde die „Mutationstheorie" einen starken Stoß erhalten, denn die übrigen, wirklich wilden Arten, mit welchen de Vries experimentierte, gaben keine „Mutationen", sondern nur negative Resultate.

So kommen wir zu dem Schluß, daß Darwin im Recht ist, wenn er die Umwandlungen in kleinen Schritten erfolgen läßt, die sich, wenn nützlich, erst im Laufe ungezählter Generationen dadurch steigern, daß sie im Kampf ums Dasein häufiger erhalten bleiben.

2. Selektionswert der Anfangsstufen.

Sind nun die unbedeutenden Abweichungen, welche wir als „individuelle Variationen" kennen, im Stande den Anfang eines Selektionsprozesses zu bilden, können sie darüber entscheiden, wer untergehen und wer überleben soll? Können sie, wie wir mit Romanes heute sagen: Selektionswert besitzen?

Darwin[1]) selbst hat darauf schon geantwortet und eine Anzahl treffender Beispiele gegeben, welche zeigen, daß scheinbar ganz unbedeutende, weil kleine Unterschiede von entscheidender Bedeutung für das Leben ihres Trägers sein können. Aber damit allein ist es allerdings nicht getan, daß wir noch so zahlreiche derartige Fälle vorbringen, denn es handelt sich nicht bloß darum, ob fertige Anpassungen Selektionswert haben, sondern vor allem darum, ob die ersten Anfänge dieser Anpassungen ihn schon gehabt haben, ob also die kleinen, ich möchte sagen minimalen Steigerungen, welche von ihnen aus zu der vollen Anpassung hinführten, Selektionswert gehabt haben, und dieser Frage gegenüber mußte selbst ein entschiedener Anhänger der Selektionslehre bisher antworten: Wir müssen es annehmen, selbst wenn wir es in keinem einzigen bestimmten Falle beweisen können.

[1]) „Entstehung der Arten", vierte deutsche Auflage, Stuttgart 1870, p. 220 u. f.

Es gibt aber eine Gruppe von Fällen, in denen — wie ich glaube — ein direkter Beweis für die Selektionswertigkeit individueller Unterschiede enthalten ist: das sind die Fälle, in welchen die Männchen um den Besitz der Weibchen realiter kämpfen, und in welchen dem Stärkeren, dem Sieger im Kampf das Weibchen, und damit die Übertragung der eigenen Vorzüge auf Nachkommen zufällt. Erst seit Kurzem ist mir die theoretische Bedeutung dieser realen Kämpfe der Männchen aufgegangen, während ich vorher geglaubt hatte, daß wir in keinem Fall im Stande wären, die Selektionswertigkeit individueller Unterschiede nachzuweisen. Ich werde darauf in dem Abschnitt über sexuelle Selektion zurückkommen und möchte hier zunächst zeigen, daß auch abgesehen von einem solchen förmlichen Beweis die Existenz von Selektionsvorgängen in der Natur sich bis zu einem hohen Grad von Wahrscheinlichkeit darlegen läßt.

Nehmen wir irgend einen Fall von unzweifelhafter Anpassung, so ist unser Unvermögen leicht klar zu machen. Die Dicke der napfförmigen Schalen der am Strande in der Brandung lebenden Schnecken (*Patella*) schützt in Verbindung mit ihrer flachen Form die Tiere unzweifelhaft gegen die Gewalt der auf sie herabstürzenden Wogen, aber wir können nicht zeigen, daß die kleinen Unterschiede der Schalendicke, welche bei verschiedenen Individuen vorkommen, jemals den Ausschlag geben können über Leben und Tod ihrer Träger. Welches Maß an Dickenzuwachs war hinreichend, um von zwei Schnecken die eine zu den Überlebenden, die andere zu den Unterliegenden zu stellen? und gab es überhaupt unter den sich darbietenden Varianten eine, die groß genug war, um einen solchen Ausschlag zu geben? Wir können nichts tun, als annehmen, daß sich solche „selektionswertige" Unterschiede der Schalendicke dargeboten haben, beweisen aber können wir das nicht. Man hat lange Zeit hindurch die oft so wunderbar komplizierten Strahlen- und Gitterskelette der Radiolarien als bloße Ausflüsse des „unendlich reichen Gestaltungstriebes der Natur" genommen, als einen Beweis für rein morphologische Charaktere ohne biologischen Wert. Die neueren Forschungen aber haben ergeben, daß auch sie auf Anpassung beruhen (Häcker). Dasselbe hat Schütt für jene niederen einzelligen Pflanzen bewiesen, welche das Meer an der Oberfläche, wie in der Tiefe erfüllen, den Peridineen.

Es hat sich gezeigt, daß die langen Skelettfortsätze, welche diese Wesen von sich auswachsen lassen, nicht nur die Bedeutung eines Stützskelettes haben, sondern auch die einer Oberflächen-Vergrößerung, welche die Reibung an den Wasserteilchen vermehrt, und diese schwebenden Organismen vor dem Sinken bewahrt. Hat man doch feststellen können, daß diese Fortsätze in kälteren Meeresschichten bedeutend kürzer, in wärmeren bis um das zwölffache[1]) länger sind, entsprechend der größeren oder geringeren Reibung, welche in den dichteren oder weniger dichten Schichten des Wassers stattfindet.

Die Peridineen der wärmeren Meeresschichten sind also langstrahliger geworden, die der kälteren kurzstrahliger, nicht durch die direkte Wirkung der Wasserreibung am Protoplasma, sondern durch Selektionsprozesse, welche im warmen Wasser die längeren Fortsätze begünstigten, indem sie das Peridinium in der Schwebe hielten, während die mit kurzen Fortsätzen in die lichtlose Tiefe sanken und abstarben. Wenn wir nun in diesem Falle die Frage des Selektionswertes aufwerfen, wie groß mußten die Variationen in der Länge der Fortsätze sein, um Selektionswert zu besitzen und einen Züchtungsprozeß zu veranlassen, was können wir darauf antworten, als daß diese Variationen minimale gewesen sein werden, aber doch ausreichend, um ein allzu rasches Absinken und damit auch Absterben zu verhindern? Und doch würde gerade in diesem Falle sogar die ideale Möglichkeit einer mathematischen Berechnung des geringsten Selektionswertes gegeben sein, wenn freilich auch an die wirkliche Ausführung der Rechnung wegen Mangel der zum Ansatz nötigen Daten wohl nicht zu denken ist.

Aber auch bei übermikroskopischen Organismen müssen es häufig sehr kleine, ja geradezu mikroskopische Unterschiede sein, welche den Züchtungsprozeß in Gang setzen und seine Steigerung bis zur möglichen Vollkommenheit bedingen.

Viele tropische Bäume besitzen dicke, lederartige Blätter zum Schutz gegen die Gewalt der tropischen Regengüsse. Direkte Wirkung des Regens kann nicht die Ursache ihrer Widerstandsfähigkeit sein, vielmehr wird sie diese — solange sie noch dünner waren — nur einfach zerrissen haben. Ihre Derbheit muß also auf Selektion bezogen werden, welche die

---

[1]) Nach Chun, Reise der Valdivia, Leipzig 1904.

Bäume mit etwas dickeren Blättern begünstigte, auch wenn wir die Größe der Anfangsstufen der Verdickung nicht zahlenmäßig angeben können. Unsere Annahme wird noch gestützt zumeist dadurch, daß bei vielen solchen Bäumen die Blätter in einen schnabelförmigen Fortsatz ausgezogen sind (Haberlandt), einen Ausguß für möglichst raschen Ablauf des Regenwassers, und ferner darin, daß die Blätter, so lange sie noch jung sind, in Büscheln zusammen schlaff herabhängen und so dem Regen möglichst wenig Widerstand entgegenstellen. Also drei Anpassungen, welche alle nur in Selektion ihre Erklärung finden können! Die Anfangsstufen dieser Anpassungen müssen also wohl Selektionswert gehabt haben. Mehr aber läßt sich nicht sagen, vielmehr ist auch dieses Beispiel kein Beweis, sondern ein Zirkelschluß, bei dem wir die Entstehung der Anpassung durch Auslese für gegeben annehmen und daraus den Selektionswert der Anfangsstufen folgern. Wer an letzteren nicht glauben will, kann dazu nicht gezwungen werden, weder durch dieses, noch durch irgend ein anderes Beispiel aus dem Kreis der reinen Naturzüchtung. Wahrscheinlichkeitsgründe gibt es freilich in Menge, so vor allem die tatsächliche Kleinheit der Steigerungsstufen, wie wir sie in gewissen Fällen, z. B. bei den Blattnachahmungen der Schmetterlinge und bei Mimicry beobachten können. Die Ähnlichkeit mit dem Blatt scheint uns z. B. bei einem *Kallima*-Stück täuschend, und doch finden wir bei einem oder vielen anderen noch einen Fleck hinzugefügt, der sie weiterhin erhöht, und der sich nicht hätte festsetzen können, wenn nicht die erhöhte Täuschung, welche er dazu bringt, öfters zum Übersehen des verfolgten Tieres geführt hätte.

Nehmen wir aber einmal den Selektionswert der Anfangsstufen als gegeben an, so stehen wir der weiteren Frage gegenüber, die ich selbst schon vor Jahren gestellt habe: Wie kommt es, daß die Variationen zum Beginn einer nützlichen Abänderung immer bereit sind? Wie konnten die Insekten, welche auf oder zwischen Grün leben, alle grün werden, die auf Rinde lebenden braun, die Wüstentiere gelb, die arktischen weiß? warum waren die nötigen Variationen immer da? Warum konnte die grüne Heuschrecke braune Eier legen, die grüne Ligusterraupe weiß- und lilafarbige Linien auf dem Grün ihrer Haut hervorbringen?

Man sollte darauf nicht antworten, die Frage sei falsch

gestellt (Plate[1]), und es verhielte sich umgekehrt: der Selektionsprozeß richte sich nach den dargebotenen Variationen. Dieser Satz ist zwar unbestreitbar, aber auch der scheinbar ihn negierende, daß die gerade geforderte Variation sich in den meisten Fällen auch wirklich dargeboten hat. Selektion kann diesen Widerspruch nicht lösen: sie ruft die nützliche Variation nicht hervor, sondern beginnt erst mit ihr. Warum ein und dasselbe Insekt in Grün und in Braun auftreten kann, wie es bei Raupen und Heuschrecken so häufig vorkommt, das liegt in letzter Instanz daran, daß dasselbe Variationen nach Braun ebensowohl darbot, als solche nach Grün hin. Die Wurzel des Rätsels liegt in dem Variieren, und wir können einstweilen nur sagen, daß Variationen geringen Betrages nach verschiedenen Richtungen hin sich bei jeder Art darbieten. Andernfalls könnten so verschiedenartige Anpassungen nicht entstanden sein. Ich habe diese wunderbare Tatsache aus den intimen Vorgängen, welche sich im Innern des Keimplasmas abspielen müssen, zu verstehen versucht und werde bei der „Germinalselektion" darauf zurückkommen.

Die Forderungen, die wir an Variation stellen müssen, steigern sich aber noch weiterhin dadurch, daß es nicht genügt, wenn die richtige Variation bei nur vereinzelten Individuen sich darbietet, weil dann nur wenig Aussicht auf ihre Erhaltung vorhanden sein würde, trotz ihrer Nützlichkeit. Darwin glaubte anfangs, daß sie auch vereinzelt zur Abänderung der Art führen könnten, überzeugte sich aber später, daß dem wohl nicht so ist, oder doch nur mit Unterstützung von besonderen Umständen, wie Isolierung und sexuelle Züchtung.

Es müssen also auch in dem Beispiel der grünen Raupen mit schrägen Buntstrichen von Anfang an zahlreiche Individuen die Anfangsstufen dieser nützlichen Abänderung hervorgebracht haben. Nun ist bei allen höheren, d. h. vielzelligen Organismen die Keimsubstanz die Quelle jeder erblichen Variation, und dieses Keimplasma ist keine einfache Substanz, sondern zusammengesetzt aus zahlreichen Anlagen. Die Frage präzisiert sich also dahin: wie kommt es, daß in so zahlreichen Fällen die gerade erforderliche nützliche Variation sich in Anzahl da einstellte, wo sie von Nutzen war, die weißen Schrägstriche bei

[1]) „Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung", Leipzig 1908.

Blattraupen an den Seiten des Körpers, die farbigen Begleitstreifen gerade darüber? Wie kommt es ferner, daß bei Grasraupen keine Schräg-, sondern Längsstreifen sich bildeten, welche geeignet waren, sie zwischen Gras und Kräutern aufs wirksamste zu verstecken? und wie kommt es zuletzt, daß dieselben Sphingidenraupen, welche heute Schrägstreifen aufweisen, in der Tertiärzeit diese noch nicht besaßen, wohl aber Längsstreifen? Wir können diese Tatsache heute aus ihrer Entwicklungsgeschichte ablesen, und ich habe früher einmal versucht, die biologischen Ursachen dieses Wandels der Zeichnung anzudeuten.[1]) Jetzt möchte ich daraus nur den Schluß ziehen, daß in demselben Raupenorganismus sowohl die Anfangsstufen für die eine, wie für die andere Zeichnungsart sich darboten, und daß es folglich nur an der Art, wie diese Zeichnungselemente von Naturzüchtung gesteigert und kombiniert wurden, gelegen haben kann, ob daraus weißliche Längs- oder Schrägstreifen hervorgingen.

In diesem Falle waren also in der Tat die „nützlichen Variationen immer da", und wir sehen, daß sie bei derselben Schmetterlingsgruppe, den *Smerinthus*-Arten, nach zwei Richtungen hin entwickelt werden konnten, je nachdem sie am Gras oder an größeren, geaderten Blättern leben, ja wir beobachten heute noch, daß die Arten mit Schrägstrichen in ihrer Jugend, d. h. so lange sie noch so klein sind, daß die Zeichnung ohne biologischen Wert für sie ist, längsstreifig sind.

Die weißen Stellen der sonst grünen Haut, welche vermutlich als kleine Fleckchen den Anfang dieser Schutzzeichnungen bildeten, konnten, je nach dem Bedürfnis, so oder so kombiniert werden. Sie mußten also entweder von vornherein Selektionswert besitzen — oder falls dies mit ihrem ersten Auftreten noch nicht der Fall war, muß eine andere Ursache dagewesen sein, die sie bis zum Selektionswert emporhob. Auch hier bietet Germinalselektion die einzig denkbare Lösung des Rätsels.

Aber der Fall läßt sich noch weiter verfolgen und führt uns auf noch festerer tatsächlicher Basis auf dieselbe Alternative.

Schon vor Jahren konnte ich an den Raupen von *Smerinthus*

[1]) „Studien zur Deszendenztheorie", II., Leipzig 1876. — „Die Entstehung der Zeichnung bei den Schmetterlingsraupen."

Populi, welche ebenfalls weiße Schrägstriche besitzen, an einzelnen Individuen über diesen Schrägstreifen rote Flecke beobachten, welche nur auf einzelnen Segmenten vorkamen, niemals aber zu regelmäßigen Strichen zusammenflossen. Bei einer anderen Art, *Smerinthus Tiliae*, vereinigen sich ähnliche blutrote Flecken zu einem strichartigen farbigen Saum im letzten Stadium des Raupenlebens, während bei *Smerinthus ocellata* sich rostrote Flecke bei einzelnen Raupen, aber seltener, als bei *Populi* und nicht zusammenfließend zeigen.

Wir sehen also hier die Entstehung eines neuen Charakters aus Anfangsstufen hervorgehen, wenigstens bei *Sm. Tiliae*, bei welcher Art die Farbenstreifen ein normaler Charakter der Art sind. Bei den anderen Arten, *Populi* und *Ocellata* finden wir dieselben Anfangs-Variationen, bei der einen Art seltener, als bei der anderen, und wir können vermuten, daß daraus im Laufe der Zeiten ebenfalls Farbensäume der Schrägstreifen hervorgehen werden. Jedenfalls sind die Flecken die Variations-Elemente, aus welchen sich Farbensäume bilden können, wenn sie durch Selektion nach dieser Richtung kombiniert werden. Die Flecke sind bei *Sm. Populi* oft klein, manchmal aber wie aus mehreren zusammengeflossen und dann groß. Ob ein Ausleseprozeß nach dieser Richtung hin bei *Populi* und *Ocellata* eintreten wird oder schon in Gang ist, läßt sich nicht sagen, da wir den biologischen Wert, den solche Zeichnung für *Populi* und *Ocellata* haben würde, nicht im Voraus beurteilen können. Es wäre auch denkbar, daß die Flecken bei diesen Arten keinen Selektionswert hätten und im Laufe der Phylogenese wieder verschwinden würden, oder auch, daß sie in anderer Weise, etwa zur Nachahmung von rostroten Pilzflecken auf Pappel- und Weidenblättern umgearbeitet werden könnten. In jedem Falle dürfte man nur die kleinsten Flecke für die Anfangsstufen der Variation halten, die größeren aber schon für eine Steigerung derselben. Entweder also, die kleinen Anfänge besitzen schon Selektionswert, oder wie ich oben schon sagte: ein anderer Steigerungsgrund ist vorhanden (Germinalselektion).

Noch ein letztes Beispiel möchte ich geben, bei welchem wir zwar die Anfangsstufen nicht direkt beobachten, wohl aber sie erschließen können.

Die Holothurien oder Seewalzen haben alle Kalkkörperchen verschiedener, meist plumper und unregelmäßiger

Gestalt in der Haut, die dieselbe derb und widerstandsfähig machen. Eine kleine Gruppe derselben, die *Synapta*-Arten besitzen diese Kalkkörper in Gestalt von zierlichen Ankern von mikroskopischer Kleinheit (Fig. 1). Bis zum Jahre 1897 betrachtete man dieselbe meist als Curiosa, als Naturwunder, wie so viele andere zierlich geformte mikroskopische Bildungen. Aber ein schwedischer Forscher, Oestergren, zeigte neuerdings, daß sie eine biologische Bedeutung haben, indem sie den fußlosen Synapten als Hilfsorgane der Lokomotion dienen.

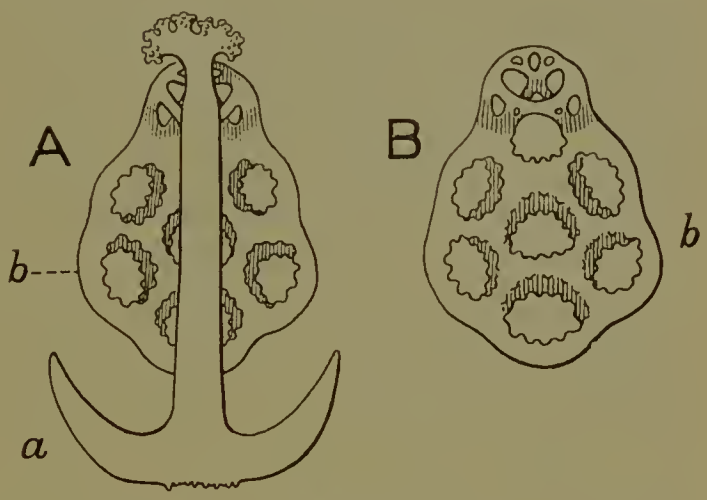

Fig. 1.
Anker und Ankerplatte von Synapta lappa nach Oestergren.
a Anker, *b* Basalplatte (Länge des Ankers 0,35 mm).

Beim Kriechen schwillt der rundliche Körper des walzenförmigen Tieres stellenweise an, und dann stemmen sich die Anker mit ihren Spitzen gegen die Unterlage, auf der das Tier kriecht, und verhindern so das Zurückgleiten, welches bei den anderen Holothurien durch das Festsetzen der Füßchen verhindert wird. Die Anker stehen beweglich auf Kalkplatten, die ihrerseits durch Bindegewebsfasern in der Haut befestigt sind. Die Anker wirken automatisch, senken ihre Spitzen gegen den Boden, wenn die Körperstelle sich anspannt und die Haut sich verdünnt (Fig. 2 B), und kehren wieder in ihre ursprüngliche

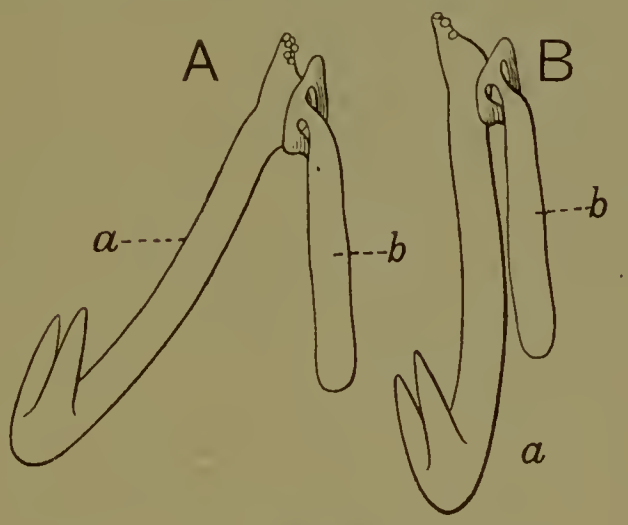

Fig. 2.
Dieselben Teile von der Seite gesehen.
A in passiver Stellung, *B* in aktiver Stellung.

Lage von 45° zur Oberfläche zurück, wenn die Stelle wieder zur normalen Beschaffenheit zurükkehrt (Fig. 2 A). Die Arme des Ankers liegen nicht in derselben Ebene, wie der Schaft, und so bildet jetzt der Bogen der Arme den äußersten Teil des Ankers und setzt dem Hingleiten des Körpers keinen Widerstand mehr entgegen. Alle Einzelheiten des Ankers, die Bügel, die Zähnchen am Gelenkende und den Armen erklären sich aufs schönste[1]), vor allem auch die Ankergestalt selbst, denn die beiden Arme des Ankers verhindern das Umschlagen nach der Seite. Auch ihre Lage ist eine bestimmte und bedeutungsvolle; sie liegen quer zur Längsachse des Tieres, weshalb sie sowohl beim Vorwärts-, als beim Rückwärtskriechen wirken. Außerdem würden sie die Haut durchbohren, wenn sie in der Längsrichtung lägen. *Synapta* gräbt sich in den Boden ein: erst steckt sie das verdünnte Vorderende hinein, verdickt dies und erweitert so das Loch, darauf drängen die Tentakel (am Vorderende) neuen Sand bei Seite, der Körper wird weiter geschoben und das Spiel beginnt von Neuem. Im ersten Akt sind die Anker passiv, dann bei Zusammenziehung des Körpers greifen sie tätig in die Fortbewegung ein. Oft steckt das Tier nur mit dem Hinterende im Sand, und dann halten die Anker es fest und ermöglichen ein rasches Zurückziehen.

Wir haben also in diesen scheinbaren Spielformen der Kalkkörper komplizierte Anpassungen vor uns, an denen jede Kleinigkeit in Richtung, Biegung, Zuspitzung genau bestimmt ist. Daß sie in ihrer heutigen, vollendeten Form Selektionswert haben, unterliegt keinem Zweifel, da die Tiere durch sie befähigt werden, sich rasch einzubohren und ihren Feinden zu entziehen. Wir kennen ihre Anfangsstufen nicht, aber man kann kaum bezweifeln, daß die kleinen Verbesserungen, die an den ursprünglich einfachen Kalkkörpern der Holothurien durch Variation auftraten, erhalten wurden, weil auch sie schon für die Synaptiden Selektionswert besaßen. Denn so kleine mikroskopische Bildungen, die in ihrer Gestalt aufs feinste der Rolle angepaßt sind, welche sie im Leben der Tiere spielen, können nicht plötzlich als Ganzes entstanden sein

[1]) Ich kann auf die interessanten Einzelheiten hier nicht noch näher eingehen: man findet sie in Oestergrens Abhandlung im „Zool. Anzeiger" von 1897, Bd. XX, besonders auf S. 150 und 151.

durch Zufall, vielmehr muß jede neue Variation nach der Richtung des Ankers, d. h. nach der Zweiarmigkeit desselben, dann jede Krümmung des Schaftes, welche verhinderte, daß die Spitzen zur Unzeit vorstanden, kurz, jede der kleinen Zweckmäßigkeiten in der Modellierung des Ankers Selektionswert besessen haben. Daß aber solche kleine Schwankungen der Gestalt noch in die Sphäre der fluktuierenden Variation fallen, d. h. daß sie vorkommen, unterliegt keinem Zweifel.

Übrigens fehlen manchen Gattungen von Synaptiden die Anker, und statt ihrer haben sie Sförmig gekrümmte Kalkstäbe, welche ähnlich wie die Anker wirken sollen; andere Gattungen, z. B. die Gattung *Ankyroderma*, haben etwas anders geformte und aus der Haut stark vorragende Anker, welche nach Oestergren zum Festhalten von Pflanzenteilchen und anderem Schmutz dienen: sie maskieren das Tier. Wir sehen also, daß bei den Synaptiden die plumpen und unregelmäßigen Kalkkörper der Holothurien durch Anpassung an die Fußlosigkeit der Tiere und die eigentümlichen Bedingungen ihres Lebens in verschiedener Weise umgestaltet und umgestellt wurden, und wir müssen schließen, daß die Anfangsstufen zu diesen Neugestaltungen sich als mikroskopisch kleine Variationen den Züchtungsprozessen darboten. Denn an eine andere Entstehung als durch Selektion ist so wenig zu denken, als bei der Derbheit und den Ausguß-Rinnen tropischer Baumblätter. Wie letztere nicht durch das Aufschlagen der schweren Regentropfen direkt bewirkt worden sein können, so wenig sind die Kalkanker der *Synapta* durch Reibung am Sand oder Schlamm des Meeresgrundes hervorgerufen worden, und das Lamarck'sche Prinzip vom Gebrauch und Nichtgebrauch kommt hier als bei passiv wirkenden Teilen überhaupt nicht in Betracht.

So sehen wir uns zu dem Wahrscheinlichkeitsschluß gedrängt, daß die mikroskopisch kleinen Variationen der Kalkkörper bei den Stammformen sich so gesteigert und in den bestimmten Richtungen gehäuft haben, wie es zur Bildung von Ankern führte. Ob dies nur durch Naturzüchtung geschah, oder ob dabei Variationsrichtungen in Folge intimster Vorgänge im Keimplasma mitspielten, wird bei der Besprechung von Germinalselektion klar werden.

Dieser ganze Anpassungsprozeß ist offenbar in der Zeit vor sich gegangen, während diese Gruppe von Seewalzen die

Füßchen verlor, jene charakteristischen Bewegungsorgane, die in keiner anderen Tiergruppe vorkommen als bei den Echinodermen, und doch hier, d. h. bei den Synaptiden völlig eingegangen sind. Was sollten auch Schlamm- und Sandbewohner mit solchen Füßchen anfangen? Sie setzen festen Boden voraus.

3. Coadaption oder harmonische Anpassung.

Darwin hat schon hervorgehoben, daß zwischen künstlicher und natürlicher Züchtung ein erheblicher Unterschied darin liege, daß die erstere fast immer nur ganz wenige, meist nur einen Charakter zugleich planmäßig verändern kann, während die Natur sehr wohl eine Art nach mehreren, oder vielen Richtungen zugleich durch langsame Züchtungsprozesse zu vervollkommnen vermag.

In der Theorie leuchtet dies ein, denn es bedarf des ganzen Kennerblicks eines geübten Züchters, um eine Veränderung, die er sich zum Ziel gesetzt hat, wirklich zu erreichen, während Naturzüchtung rein mechanisch alle Variationen der betreffenden Art, welche Selektionswert besitzen, zugleich erhält im Kampf ums Dasein.

Herbert Spencer machte nun, obgleich auch ein Anhänger der Selektionstheorie, im Beginn der neunziger Jahre geltend, daß seiner Meinung nach die Tragweite dieses Prinzips bei weitem überschätzt werde, wenn man die großen Veränderungen, welche im Laufe der Zeiten an so vielen Organismen eingetreten sind, allein durch Selektionsprozesse erklären wolle, denn keine, irgendwie beträchtliche Veränderung könne allein für sich erfolgen, vielmehr sei sie immer von einer Schar von sekundären Abänderungen begleitet. Das Beispiel des Torfhirsches ist bekannt, dessen riesiges Geweih nicht nur eine viel festere Schädeldecke verlangte, sondern auch größere Stärke der Bänder, Muskeln, Nerven, Knochen der ganzen Vorderhälfte des Tieres, sollte das Geweih es durch seine Schwere nicht niederdrücken. So viele Züchtungsprozesse zugleich seien nicht vorstellbar, und man sehe sich deshalb hier gezwungen, das Lamarck'sche Prinzip vom Gebrauch und Nichtgebrauch der funktionierenden Teile anzurufen. Wie sollten auch zwei ganz entgegengesetzte Entwicklungsrichtungen an verschiedenen Teilen des Körpers gleichzeitig durch Naturzüchtung verfolgt worden sein, wie z. B. beim Känguruh,

dessen Vorderbeine sich verkürzt haben müssen, während die Hinterbeine und der Schwanz sich so bedeutend verstärkten und verlängerten?

Es war Spencer hauptsächlich darum zu tun, das Lamarck'sche Prinzip wieder zur Geltung zu bringen, dessen Wirksamkeit manche bezweifelt hatten. Nun scheint es ja, als ob dieses Prinzip, wenn es überhaupt wirksam ist in der Natur, alle solche sekundäre Abänderungen einfach und leicht erklärte. Muskeln nicht allein, sondern auch Nerven, Knochen, Sehnen, kurz alle Gewebe, die aktiv arbeiten, verstärken sich, wenn sie stärker gebraucht werden, und umgekehrt nehmen sie ab, wenn sie schwächer beansprucht werden. Es müßten also alle Teile, die in Abhängigkeit stehen von dem zuerst veränderten Teil, z. B. dem verstärkten Geweih des Hirsches, sekundär, und zwar genau im Verhältnis ihrer Beanspruchung verstärkt oder herabgesetzt werden — ganz so, wie es wirklich der Fall ist.

So schön diese Erklärung wäre, so halte ich sie doch nicht für annehmbar, aus dem Grunde, weil sie die Vererbung funktioneller Abänderungen (sog. „erworbener") voraussetzt, diese aber nicht nur nicht nachweisbar ist, auch theoretisch kaum vorgestellt werden kann, sondern weil die sekundären Abänderungen, welche korrelativ den primären nachfolgen oder sie begleiten, auch in solchen Fällen eintreten, wo die betreffenden Tiere steril sind, also nichts auf Nachkommen vererben können.

Dies ist der Fall bei den Arbeiterinnen der Bienen und besonders der Ameisen, und ich will jetzt in Kürze über den heutigen Stand dieser Frage — so wie ich sie ansehen muß — berichten.

Es ist schon viel hin und her darüber geschrieben worden seit jener Reihe von Streitschriften, welche in den neunziger Jahren zwischen Herbert Spencer und mir gewechselt worden sind, bis heute. Ich würde gern ausführlich noch einmal darauf zurückkommen, wenn es der Raum gestattete, der mir hier zur Verfügung steht, denn es scheint mir, als ob die Argumente, welche ich damals geltend machte, noch heute ebenso schwer wiegen, als damals trotz aller Einwürfe, die seither gemacht wurden. Auch handelt es sich dabei nicht um eine untergeordnete Sache, sondern recht eigentlich um den Kern der ganzen Frage nach der Wirklichkeit

und dem Werte des Selektionsprinzips. Denn sollte Selektion allein zur Erklärung der „harmonischen Anpassung", wie ich die Coadaption Spencers genannt habe, wirklich nicht ausreichen, und bedürfte sie dazu der Hilfe des Lamarck'schen Prinzips, dann müßte es fraglich erscheinen, ob sie überhaupt im Stande ist, die Anpassungen zu erklären. Gerade hier nun läßt sich das Lamarck'sche Prinzip ausschließen, ja der Nachweis läßt sich erbringen, daß mindestens auf diesem Gebiet die Wirkungen von Gebrauch und Nichtgebrauch nicht vererbt werden.

Wenn aber gefragt wird, warum wir denn ein Zusammenarbeiten von Darwin'scher Selektion und Lamarck'schem Prinzip nicht annehmen wollen, wo wir damit eine so leichte und befriedigende Erklärung der Erscheinungen gewinnen können, so antwortete ich: weil das Lamarck'sche Prinzip ein Irrtum ist, und weil wir uns durch seine Annahme den Weg zur wahren Einsicht versperren. Nicht Streitsucht und Rechthaberei veranlassen mich, noch einmal gegen die Existenz eines sog. Lamarck'schen Prinzips einzutreten, sondern die Überzeugung, daß der Fortschritt unserer Einsicht durch die Annahme dieses irrigen Prinzips gehemmt wird, indem eine bequeme Scheinerklärung uns verhindert, nach der vollständigen Einsicht und der wahren Erklärung zu suchen.

Die Arbeiterinnen der verschiedensten Ameisen-Arten sind steril, d. h. sie nehmen keinen Anteil an der regelmäßigen Fortpflanzung der Art, wenn sie auch zum Teil noch einzelne Eier hervorbringen können. Sie haben außerdem die Flügel verloren und die Samentasche (Receptaculum seminis) und ihre Netzaugen sind bis auf wenige Facetten zurückgebildet. Wie könnte letzteres durch Nichtgebrauch geschehen sein, da doch die Augen der Arbeiterinnen ebenso gut vom Licht getroffen werden, wie die der Geschlechtstiere, im Einzelleben also einem Nichtgebrauch gar nicht ausgesetzt waren? Ebenso steht es bei dem Receptaculum seminis, welches höchstens in seinem drüsigen Teil und der Muskellage seines Stieles einem Nichtgebrauch unterworfen sein konnte und bei den Flügeln, deren Nerven, Tracheen und Hautzellen nicht eher aufhören konnten, zu funktionieren, als bis die ganzen Flügel schon verkümmert waren, denn die chitinöse Grundlage des Flügels funktioniert überhaupt nicht im aktiven Sinn.

Auf der anderen Seite aber haben die Arbeiterinnen bei

allen Arten auch Veränderungen nach der positiven Seite hin erfahren, so vor allem die höhere Ausbildung von großen Arbeiterinnen, sog. Soldaten mit enormen Kiefern und Kopf, die die Kolonie verteidigen und zuweilen von sehr kleinen Arbeiterinnen, die andere besondere Funktionen, z. B. die Aufzucht von Blattläusen übernommen haben. Solche Trennung der Arbeiterinnen in zwei Kasten finden sich bei tropischen Ameisenarten mehrfach vor, kommen aber auch schon bei einer italienischen Ameise (*Colobopsis truncata*) vor.

So schön nun auch die Größe der Kiefer sich aus dem verstärkten Gebrauch erklären ließe, den die „Soldaten" von denselben machen, oder das vergrößerte Gehirn durch die vielfache geistige Tätigkeit der Arbeiterinnen, so steht doch auch dieser Seite des Problems die Unfruchtbarkeit dieser sterilen Formen als unübersteigliches Hindernis im Weg. Durch das Lamarck'sche Prinzip kann beides nicht entstanden sein.

Das Problem der Coadaption ist hier auch durchaus nicht leichter zu nehmen als beim Torfhirsch. Darwin hat schon sehr hübsch ausgeführt, wie imposant die Unterschiede zwischen den zwei Arten von Arbeiterinnen bei ein und derselben Art uns erscheinen, sobald wir sie ins Menschliche übersetzen. Bei der Treiberameise (*Anomma*) müßten wir uns vorstellen, eine Arbeit „z. B. der Bau eines Hauses würde von zweierlei Arbeitern ausgeführt, von denen die eine Gruppe nur fünf Fuß vier Zoll, die andere aber bis sechszehn Fuß groß wären".[1])

Wenn nun auch die Ameise ein kleines Tier ist gegenüber dem Menschen oder dem Torfhirsch, so trägt ihr „Soldat" an seinen verhältnismäßig enormen Kiefern kaum viel weniger schwer, als der Hirsch an seinem Geweih und wie bei diesem, so muß auch mit der Vergrößerung der Kiefer eine Verstärkung des Skeletts, der Muskeln, Nerven, des Kopfes und der Beine parallel gegangen sein. Harmonische Anpassung (Coadaption) ist also auch hier in hohem Maße tätig gewesen, und doch sind diese „Soldaten" steril! Es bleibt also nichts übrig, als ihre Anpassungen, positive wie negative auf Selektionsprozesse zu beziehen, welche an den Arbeiter-Anlagen im Keimplasma der Eier und Samenzellen ihrer Eltern vor sich gehen. Es gibt keinen anderen

[1]) Entstehung der Arten, 4. Aufl., p. 268.

Ausweg als diesen, welchen Darwin uns schon gezeigt hat. Er fand die Lösung dieses Rätsels nicht sofort: zuerst glaubte er in den Arbeiterinnen der sozialen Insekten „die ernsteste spezielle Schwierigkeit" sehen zu müssen für seine Theorie der natürlichen Zuchtwahl; erst nachdem es ihm klar geworden war, daß hier nicht die sterilen Tiere selbst, sondern ihre Eltern ausgelesen werden, je nachdem sie besser oder schlechter angepaßte Arbeiterinnen hervorbringen, durfte er sich gerade auf diese Verhältnisse bei den Ameisen berufen, „um daran die Macht natürlicher Zuchtwahl zu zeigen". Er erläutert seine Ansicht durch ein einfaches, aber interessantes Beispiel. Die Gärtner haben eine Varietät der Levkoje durch lange fortgesetzte Zuchtwahl hervorgebracht, welche ganz gefüllte, und deshalb auch unfruchtbare Blumen trägt. Dennoch konnte sie, und kann noch immer aus Samen fortgepflanzt werden, weil außer den gefüllten immer auch einige einfache und fruchtbare Blüten aus deren Samen kamen, so daß man aus diesen dann wieder die gefüllte Abart erhalten konnte. Diese einfachen und fruchtbaren Pflanzen entsprechen „den Männchen und Weibchen einer Ameisenkolonie, die unfruchtbaren, welche regelmäßig in großer Anzahl erzeugt werden, den vielen sterilen Geschlechtslosen (Arbeiterinnen) der Kolonie". Das ist völlig zutreffend und ein Unterschied besteht nur darin, daß es sich bei der Blume nicht um eine nützliche, sondern sogar um eine schädliche Abänderung handelt, die nur durch die künstliche Zuchtwahl des Gärtners erhalten werden konnte, während bei den Ameisen neben der Sterilität nur vorteilhafte Abänderungen, die der Kolonie einen Vorteil im Kampf ums Dasein verschaffen, durch natürliche Zuchtwahl erhalten werden konnten. Und selbst die Sterilität war in diesem Fall jedenfalls kein Schaden für die Art, da die Fruchtbarkeit der echten Weibchen sich zu gleicher Zeit erheblich steigerte.

Wir dürfen in den sterilen Ameisenformen, da sie sich nach mehrfachen Richtungen hin den allmählich sich verändernden Lebensaufgaben angepaßt haben, den sicheren Beweis dafür sehen, daß Selektion hier wirklich schon in den Keimzellen der Väter und Mütter der Arbeiter eintritt, daß dort schon besondere Anlagenkomplexe („Ide") für Arbeiterinnen und solche für Männchen und Weibchen vorhanden sind, welche selbst wieder die Anlagen der einzelnen

Teile („Determinanten") enthalten. Da nun alle lebendigen Einheiten variieren, so müssen auch die Determinanten variieren, bald in günstiger, bald in ungünstiger Richtung. Bringt ein Weibchen Eier hervor, die günstig variierende Determinanten in ihren Arbeiter-Iden enthalten, dann kommen aus diesen Eiern in günstigem Sinn abgeänderte Arbeiterinnen, und findet dies bei vielen Weibchen statt, so wird der betreffende Ameisenstaat eine bessere Arbeitersorte enthalten, als andere.

IV.

Ableitungen aus der Selektionstheorie.

1. Germinalselektion.

Im Anschluß an die eben besprochene „harmonische Anpassung" oder Coadaption möchte ich zunächst hier einen Blick auf die intimen Vorgänge werfen, welche nach meiner Ansicht im Keimplasma sich abspielen, und welche ich mit dem Namen der „Germinalselektion" bezeichnet habe. Diese Vorgänge sind von großer Bedeutung, denn sie bilden die Wurzel der Variation, und diese wiederum ist die Wurzel aller Ausleseprozesse. Ich gebe hier diese Theorie nur soweit, als es unerläßlich ist, um daraus abzuleiten, in welcher Weise die Darwin-Wallace'sche Selektionslehre eine Stütze durch sie erhält.

Ich betrachte mit Andern die minimale Menge lebender Substanz, welche in Gestalt von Stäbchen, Schleifen oder Kügelchen im Innern des Kernes der Keimzellen enthalten ist als die Keimsubstanz oder das Keimplasma, und die einzelnen Kügelchen nenne ich „Ide". Es ist immer eine Mehrheit solcher Ide im Kern vorhanden, sei es, daß sie einzeln liegen oder zu Stäbchen oder Schleifen (Chromosomen) verbunden sind. Jedes Id enthält die Anlagen zu einem ganzen Individuum, so daß also immer mehrere oder viele Ide bei der Entwicklung eines neuen Individuums tätig sind und zusammenwirken.

Bei jedem komplizierter gebauten Wesen müssen Tausende von Anlagen ein einzelnes Id zusammensetzen: ich nenne

sie „Determinanten" und verstehe darunter sehr kleine, weit unter mikroskopischer Sichtbarkeit liegende Teilchen, lebende Einheiten, welche sich ernähren, wachsen und durch Teilung vermehren. Diese Determinanten bestimmen die Teile des sich entwickelnden Embryos — auf welche Weise, braucht uns hier um so weniger zu beschäftigen, als wir darüber wenig zu sagen wissen. Die Determinanten sind untereinander verschieden, die eines Muskels sind anders beschaffen als die einer Nervenzelle oder einer Drüsenzelle, und die eines Sehstäbchens der Netzhaut anders, als die einer Hörzelle desselben Tieres, ja sogar die auf verschiedene Töne abgestimmten Hörzellen müssen voneinander verschiedene Determinanten haben. Diese Verschiedenheiten müssen auf der Zusammensetzung der Determinanten beruhen, und ich nehme deshalb schon aus diesem Grunde an, daß jede Determinante wieder selbst zusammengesetzt ist aus kleinsten Lebenseinheiten, welche ich Biophoren oder Lebensträger nenne, weil mit ihnen das Leben beginnt. Sie selbst aber bestehen aus Molekülen, d. h. aus Stoffgruppen, welche noch nicht die Erscheinungen des Lebens darbieten können, sondern nur die der chemischen Zusammenordnung oder Spaltung.

Ich denke mir nun, daß diese Determinanten nicht nur assimilieren, wie jede lebende Einheit, sondern daß sie auch variieren im Verlauf ihres Wachstums, wie jede lebende Einheit, daß sie sich qualitativ verändern können, wenn die Elemente, aus welchen sie bestehen, sich verändern, daß sie aber auch rascher oder langsamer wachsen und sich teilen können, und daß aus ihren Veränderungen entsprechende Veränderungen des Organs, der Zelle oder Zellengruppe hervorgehen, welche sie bestimmen.

Daß sie unausgesetzt in sehr kleinen Ausschlägen nach Größe und Qualität hin und her schwanken, scheint mir eine unausbleibliche Folge ihrer wechselnden Ernährung, denn wenn auch die Keimzelle als Ganzes meist genügend Nahrung erhält so kann es doch an kleinen Schwankungen im Zufluß derselben an den einzelnen Stellen im Innern des Id nicht fehlen.

Wenn nun einer Determinante, z. B. der einer Sinneszelle, einige Zeit hindurch reichlicher Nahrung zuströmt, als vorher, so wird sie stärker wachsen und größer werden, auch sich rascher teilen, und später, wenn das betreffende Id sich zum Embryo entwickelt, wird die Sinneszelle, welche die betreffende

Determinante zu bestimmen hat, stärker ausfallen als bei dem Elter, vielleicht sogar sich verdoppeln. Wir haben dann eine vom Keim ausgehende erbliche individuelle Variation vor uns.

Nun kann der Nahrungsstrom, der nach unserer Annahme die Determinante *N* zufällig, — d. h. aus uns unbekannten Ursachen — begünstigte, noch längere Zeit hindurch stärker bleiben, oder er kann wieder abnehmen; aber auch im letzteren Fall ist es denkbar, daß die Aufwärtsbewegung der Determinante noch anhält, weil die gekräftigte Determinante nun auch aktiv sich stärker ernährt, d. h. weil sie die Nahrung nun stärker an sich zieht und ihren Nachbardeterminanten teilweise entzieht. Auf diese Weise kann sie — so denke ich mir — in dauernde Aufwärtsbewegung geraten und eine Stärke erreichen, von der es keine Umkehr mehr gibt. Dann tritt Personal-Selektion ein und begünstigt die vorteilhafte, beseitigt die nachteilig gewordene Variation.

Auf entsprechende Weise wird es auch ein Absinken der Determinante geben, wenn der Anfang dazu durch Abschwächung des Nahrungsstromes gegeben wurde. Die dadurch geschwächte Determinante wird vermöge ihrer geringeren Kraft schwächer die Nahrung anziehen, schwächer assimilieren und wachsen, und zwar solange, als ihr nicht zufällige Nahrungsströme wieder aufhelfen. Aber auch diese Umkehr wird, wie gleich bewiesen werden soll, nicht mehr auf jedem Stadium des Absinkens eintreten können; wird ein gewisses kritisches Stadium des Absinkens überschritten, so können auch günstige Nahrungsströme sie nicht wieder dauernd emporheben. Hier sind zwei Fälle denkbar: entspricht die Determinante einem nützlichen Organ, so kann nur die Entfernung derselben das betreffende Keimplasma wieder vollwertig machen. Personalselektion entfernt dann das betreffende Id samt seiner Determinante aus dem Keimplasma durch Unterliegen des Individuums im Kampf ums Dasein. Aber der andere Fall ist auch denkbar, daß es die Determinante eines nutzlos gewordenen Organs betrifft, und dann wird dieselbe unaufhaltsam, wenn auch ungeheuer langsam weiter abwärts sinken, bis das Organ rudimentär geworden und zuletzt ganz verschwunden ist.

Das Hin- und Herschwanken der Determinanten kann sich also in eine dauernde, nach auf- oder ab-

wärts gerichtete Bewegung verwandeln, und darin liegt der Schwerpunkt dieser germinalen Vorgänge.

Das ist keine willkürliche Annahme, sondern wir können es aus der Tatsache der Rudimentation ablesen. Denn nutzlose Organe sind die einzigen, welchen von Personalselektion nie wieder aufgeholfen wird; bei ihnen allein also erkennen wir, wie die Anlagen oder Determinanten sich verhalten, wenn sie allein den intragerminalen Kräften überlassen sind.

Das ganze Determinantensystem eines Ids befindet sich nach meiner Vorstellung in fortwährender Bewegung. Die meisten Schwankungen werden sich bald wieder ausgleichen, weil die passiven Nahrungsströme bald wechseln, aber in vielen Fällen wird auch die Grenze, von der aus eine Umkehr nicht mehr möglich ist, überschritten werden, und dann wird die betreffende Determinante solange in derselben Richtung weiter variieren, bis sie negativen oder positiven Selektionswert erreicht. Dann aber greift Personalselektion ein und beseitigt die schädliche, erhält die nützliche Variation. Nur die Determinante des nutzlosen Organs wird von Personalselektion nicht mehr beeinflußt, und erfahrungsgemäß sinkt sie — d. h. das Organ, das ihr entspricht — sehr langsam zwar, aber unaufhaltsam und stetig nach abwärts, um nach offenbar sehr langen Zeiträumen ganz aus dem Keimplasma zu verschwinden.

So liegt in der Tatsache der Rudimentation der Beweis dafür, daß nicht jede Schwankung einer Determinante wieder zurückgeht, sondern daß Bewegungen, die eine gewisse Stärke erreicht haben, sich in derselben Richtung fortsetzen. Das gilt mit Sicherheit für die Abwärtsbewegung, muß aber auch für die Aufwärtsbewegung angenommen werden, wie uns die Erscheinungen der künstlichen Züchtung zu schließen gestatten. Wenn der japanische Züchter die Schwanzfedern des Hahns bis auf 6 Fuß verlängern konnte, so kann das nur darauf beruhen, daß im Keimplasma die Determinanten dieser Federn in eine anhaltende, aufwärts gerichtete Variationsbewegung geraten sind, welche nun vom Züchter benutzt wurde, indem er immer die am stärksten nach aufwärts strebenden zur Nachzucht auswählte. Denn alle Zuchtwahl beruht auf der unbewußten Auswahl von Keimesvariationen.

Ein mathematischer Beweis läßt sich allerdings für diese germinalen Vorgänge nicht beibringen, da wir in das Kräftespiel der passiven und aktiven Nahrungsschwankungen und ihre Ursachen nicht hineinsehen. Wir können nicht sagen, wie stark diese Schwankungen sind, und wie rasch oder langsam, wie regelmäßig oder unregelmäßig sie wechseln. Wir wissen auch nicht, wie weit eine Determinante durch passive Zufuhr gestärkt sein muß, um nun auch ungünstigen Schwankungen gewachsen zu sein, und ebensowenig, wie weit eine Determinante auf dem passiven Weg geschwächt sein muß, um sich durch eigene Kraft nicht wieder heben zu können. Wenn wir aber erwägen, daß alle erblichen Abänderungen nur im Keimplasma ihre Wurzel haben können, und ferner, daß bei Wegfall der Personalselektion, d. h. bei nutzlos gewordenen Teilen erfahrungsgemäß ein Absinken des Teiles unausbleiblich eintritt, so müssen wir schließen, daß auch die Determinante des Teiles im Absinken begriffen ist, daß also derartige Vorgänge, wie ich sie annahm, im Keimplasma ihren Ablauf nehmen, mit derselben Sicherheit, mit der wir aus den Erscheinungen der Anpassung auf den Selektionswert ihrer Anfangsstufen schließen durften. Die Tatsachen der Rudimentation erscheinen mir als unwiderleglicher Beweis dafür, daß die Schwankungen im Innern des Keimplasmas die eigentliche Wurzel aller erblichen Abänderungen und die Vorbedingung für das Eintreten der Darwin-Wallace'schen Selektion sind. Germinalselektion schafft die Bausteine, aus welchen Personalselektion ihre Tempel und Paläste aufbaut: die Anpassungen. Der Vorgang der Rudimentation kann deshalb schwerlich zu hoch für die Theorie eingeschätzt werden, ganz besonders, wenn er bei sterilen Tierformen auftritt, bei welchen die Zweifel wegfallen, welche sonst durch das vermeintliche „Lamarck'sche Prinzip" unsere Auffassung verwirren.

Wenn wir uns nun vorstellen, daß die Veränderung so vieler Determinanten, wie sie die Umwandlung des Weibchens zur sterilen Arbeiterin verlangt, in der Weise geschah, daß gewisse Ide des Keimplasmas sich allmählich in Arbeiter-Ide umwandelten, so erhalten wir also im Keimplasma der Geschlechts-Ameisen dreierlei Ide, männliche, weibliche und Arbeiterinnen-Ide, oder wenn die Arbeiterinnen sich wieder in Soldaten und Nestbauer geschieden haben, deren vier Ide.

Wir verstehen, daß die Arbeiterinnen-Ide dadurch entstanden, daß ihre Determinanten in nützliche Variationsrichtungen gerieten, sei es aufwärts oder abwärts, und daß sie darin fortfuhren, bis sie den höchsten Grad der Brauchbarkeit der durch sie bestimmten Teile erreichten. Aber außer diesen positiv oder negativ selektionswertigen Organen gab es auch noch solche, welche für das Gedeihen und vor allem die Leistungskraft der Arbeiterinnen gleichgültig geworden waren: Flügel, Eierstocksröhren, Receptaculum seminis, eine Anzahl von Facetten des Auges oder selbst die ganzen Facetten-Augen. Bei den Ovarien kann man vielleicht sagen, daß ihre Verkümmerung ein Vorteil für Arbeiterinnen, ihre Beweglichkeit und Kraftersparnis sei, hier könnte also Selektion die Verkümmerung begünstigt haben, aber wie sollten die Augen den Wert der Arbeiterinnen für die Kolonie vermindern? oder das winzige Receptaculum seminis, oder selbst die Flügel. Diese Teile sind also verkümmert, weil sie keinen Wert mehr für die Tiere hatten. Wenn nun aber Zuchtwahl nicht auf ihre Beseitigung hinwirken konnte, weil sie weder Vorteil noch Nachteil mit sich brachten, so steht auch die Darwin'sche Selektion hier vor einem Rätsel, das sie allein nicht lösen kann, welches sich aber in Gemeinschaft mit Germinalselektion sofort löst. Denn Organe, welche keinen Wert mehr für den Organismus haben, müssen in ihren Determinanten, wie oben ausgeführt wurde, allmählich in progressive absteigende Entwicklung geraten.

Bei den Ameisen ist die Rückbildung soweit abgelaufen, daß bei keiner Art die Flügel noch als Rudimente vorhanden sind, wie dies bei manchen Schmetterlingen, Fliegen, Heuschrecken der Fall ist, aber in der Larve werden (Dewitz) noch immer die Imaginalscheiben der Flügel angelegt. In Bezug auf die Ovarien ist die Verkümmerung bei den verschiedenen Ameisenarten verschieden, wie die Untersuchungen meiner früheren Schülerin Elisabeth Bickford gezeigt haben. Die Zahl der Eiröhren ist bei manchen noch zwölf und nimmt von da bis auf eine ab: ja bei einer Art ist gar keine Eiröhre mehr vorhanden.

Ich will hier nicht näher auf die ganze Umwandlungsfrage der Ameisen-Arbeiterinnen eintreten. Soviel aber wird aus dem bisher Gesagten hervorgehen, daß hier Alles auf den Schwankungen der Elemente des Keimplasmas beruht. Germinal-

selektion bietet hier wie überall die Variationen der Determinanten, und Personalselektion begünstigt oder verwirft dieselben, — oder falls sie nutzlos gewordene Organe betreffen, verhält sie sich gewissermaßen gleichgültig gegen sie und läßt ihren abwärts gerichteten Veränderungen freien Lauf und ruhige Weiterentwicklung.

Es leuchtet ein, daß auf diese Weise auch das Problem der Coadaption bei sterilen Tieren eine befriedigende Lösung findet. Wenn die Determinanten in steten kleinen Veränderungen auf- und abschwanken, um gelegentlich stärker nach der einen, oder stärker nach der anderen Richtung hin sich zu verändern, so werden die nützlichen Variationen einer jeden Determinante sich immer wieder von Neuem darbieten müssen und können also im Laufe der Generationen in jeglicher Weise miteinander kombiniert werden. Was aber ganz besonders einen so komplizierten Auslese-Prozeß erleichtert, ist die Eigenschaft der Determinanten, von einer gewissen Grenze an in derselben Richtung weiter zu variieren. Daraus folgt, daß die Entwicklung in den einmal betretenen Bahnen weitergeht ohne stetes Wiedereingreifen von Personalselektion. Die letztere greift gewissermaßen nur am Anfang ein, indem sie die richtig variierenden Determinanten ausliest, und dann wieder am Schluß, wenn dem Weitervariieren ein Ziel gesetzt werden muß. Da außerdem ungemein lange Zeiträume für alle diese Anpassungen zur Verfügung standen, wie die schrittweisen Übergänge von Weibchen zu Arbeiterinnen mancher Arten uns deutlich vor Augen führen, so verliert auch dieser Umwandlungsprozeß das Wunderbare und Rätselhafte, das er auf den ersten Blick darbot und fügt sich den sonstigen Selektionsvorgängen ohne Zwang an.

Wir müssen aber, so scheint mir, aus der Tatsache, daß sterile Tierformen sich neuen Lebensaufgaben anpassen konnten, daß sie überflüssige Teile zurückbilden, stärker gebrauchte nach aufwärts, weniger gebrauchte nach abwärts anpassen konnten, den Schluß ziehen, daß harmonische Anpassung hier ohne Mitwirkung des „Lamarck'schen Prinzips" zu Stande kommt. Sobald dies aber feststeht, haben wir keinen Grund, die Tausende von Fällen harmonischer Anpassung, welche bei anderen Tieren oder Pflanzen in genau der gleichen Art vorkommen, auf ein Prinzip zu beziehen, dessen wirk-

liches Eingreifen in die Umwandlung der Arten nirgends erwiesen ist. Wir brauchen es nicht zur Erklärung der Tatsachen, und so dürfen wir es auch nicht annehmen.

Gerade der Einwurf der Coadaption, der das Selektionsprinzip herabsetzen sollte, gibt uns einen der stärksten Beweise für dasselbe in die Hand. Wir müssen es annehmen, weil keine andere Möglichkeit uns frei steht, und weil diese Anpassungen eben doch wirklich vorhanden, also erfolgt sind.

Aus dieser Überzeugung heraus habe ich schon 1894, ehe mir noch der Gedanke der Germinalselektion gekommen war, versucht, die „harmonische Anpassung" (Coadaption) in irgend einer Weise leichter begreiflich zu machen, und bin so auf den Gedanken geführt worden, den später Baldwin und Lloyd Morgan, auch Osborn und Gulick als „Organic selection" ausführlich darstellten. Ich dachte mir, daß ein gleichzeitiges Auftreten aller der Keimesvariationen, welche zu den sekundären Abänderungen erforderlich sind, gar nicht nötig sei, indem z. B. im Falle des Hirsches die Knochen, Muskeln, Bänder, Nerven schon durch die zunehmende Schwere des Kopfes im einzelnen Individuum zu stärkerer Tätigkeit angeregt, also gekräftigt werden müssen. Das Geweih kann ja auch nur in kleinen Schritten sich vergrößert haben, so daß die Muskeln und Knochen ihm im Einzelleben zunächst und wohl häufig solange nachfolgen konnten, bis die erforderlichen Keimesvariationen sich ebenfalls darboten. Eine Disharmonie zwischen der zunehmenden Schwere des Geweihes und der dasselbe tragenden und bewegenden Teile würde so vermieden, da den richtigen Keimesvariationen Zeit gegönnt würde, aufzutreten und so die erbliche Abänderung der Muskeln, Sehnen und Knochen einzuleiten.[1])

Ich halte diesen Gedanken auch heute noch für richtig, schreibe aber der „Organic Selection" insofern jetzt eine geringere Bedeutung zu als damals, als ich nicht glaube, sie allein könne die komplizierten harmonischen Anpassungen bewirken. Die Hauptsache bei solchen Anpassungen scheint mir doch Germinalselektion.

---

[1]) „The Effect of External Influences upon Development" Romanes Lecture 1894, p. 19 Deutsch „Äußere Einflüsse als Entwicklungsreize" Jena 1894, p. 12. u. f.

Ähnlich steht es mit dem Prinzip, welches ich Panmixie genannt habe. Als ich mich im Laufe der Jahre mehr und mehr überzeugte, daß das Lamarck'sche Prinzip nicht zur Erklärung des Rudimentärwerdens funktionsloser Teile herangezogen werden dürfe, glaubte ich diesen Vorgang einfach durch das Aufhören der konservierenden Wirkung von Naturzüchtung erklären zu können. Ich sagte mir, daß von dem Augenblick an, in dem ein Teil nutzlos wird, Naturzüchtung ihre Hand von ihm abziehe, so daß er von der Höhe seiner Anpassung herabsinken muß, weil nun schlechtere Variationen desselben ebensogut sich erhalten als bessere, weil also alle Gütegrade des betreffenden Teils sich im Laufe der Generationen miteinander mischen müssen.

Das ist nun gewiß auch richtig, wie Romanes es schon zehn Jahre vor mir ausgesprochen hatte, und durch diese Vermischung des Schlechten mit dem Besseren muß also wohl eine Verschlechterung des betreffenden Organs bewirkt werden. Nicht aber kann dadurch jenes stetige Kleinerwerden des Teils hervorgerufen werden, wie es doch beim Verkümmern nutzloser Teile regelmäßig auftritt, um schließlich bis zum völligen Schwund hinzuführen. Der Prozeß der Rudimentation findet also in Panmixie allein keine genügende Erklärung; nur Germinalselektion liefert uns dieselbe.

Der Germinalselektion selbst sind viele und zum Teil heftige Einwürfe gemacht worden, viele allerdings wohl mehr aus Mißverstehen. Dem Einen war schon der Name nicht recht, ein Anderer behauptete, es gäbe gar keine Determinanten, der Dritte, diese Determinanten könnten zwar variieren, nicht aber eine bestimmte Richtung der Variation einhalten usw. Es ist wohl nicht schwer, einer Theorie Einwürfe zu machen, die sich auf unsichtbare Teilchen in kaum sichtbaren und komplizierten Verhältnissen bezieht.

Was die Existenz von Determinanten betrifft, so ist zuzugeben, daß man dieselben nicht sehen kann, doch ist das kein wissenschaftlicher Einwand, und ich glaube, gute Wahrscheinlichkeitsbeweise für dieselbe schon früher gegeben zu haben.[1]) Was soll denn im Keimplasma z. B. der Geschlechts-

[1]) Siehe: „Vorträge über Deszendenztheorie, II p. 299, 303, 333 und andere Stellen.

tiere der Ameisen sich verändert haben bei der Bildung der Arbeiterinnen, bei denen gleichzeitig auf- und absteigende Variationsrichtungen einsetzten und lange Zeiten hindurch, zum Teil bis auf unsere Tage hin sich fortsetzten? Was wurde verändert im Keimplasma, als die Flügel begannen kleiner zu werden? etwa das ganze Keimplasma? und bei der Verkümmerung der Augen und der Ovarien? und dann wieder bei der Vergrößerung des Gehirns mit seinen sozialen Instinkten, was wurde verändert? Meine Antwort darauf lautet: materielle Teilchen, die lebten, wuchsen und sich vermehrten, lebende Einheiten spezifischer Art, „Determinanten", nicht bloße Chemikalien oder gar die Gesamtmasse des Keimplasmas. Selbst ein so entschiedener Gegner der Germinalselektion, wie Plate bekennt sich neuerdings zur Determinantenlehre. Wie man aber diese annehmen und Germinalselektion bekämpfen kann, ist schwer zu verstehen. Ich gebe gern zu, daß die Durchführung dieser Theorie noch unvollkommen ist, aber im Prinzip sollte man sie doch anerkennen.

Die Anregungen, welche Darwin durch seine Selektionslehre nach allen Richtungen gegeben hat, ist eine unermeßliche gewesen, und sie wirkt noch heute weiter. Dem Geschichtsschreiber der Wissenschaft wird es zukommen, alle die Gedanken aufzuzählen, welche aus Darwins Vorstellungen im letzten Viertel des neunzehnten Jahrhunderts hervorgewachsen sind in dem Streben, noch tiefer in die Entwicklung der Lebewelt einzudringen. In dem engen Rahmen, der dieser Schrift gezogen ist, kann ich nur an Einiges davon erinnern, nichts davon aber eingehend darlegen.

Germinalselektion wurde soeben kurz besprochen, in dem Abschnitt über Coadaption auch der „Panmixie" oder, wie Baldwin sie nannte, der „Organic Selection" gedacht, ebenso der „Mutationstheorie" von de Vries. Romanes stellte 1897 eine „Physiological Selection" auf, ein feines Gedankengewebe, das aber schwerlich haltbar sein wird. Nicht übergehen darf ich Wilhelm Roux's „Kampf der Teile", der das Selektionsprinzip auf die Zellen innerhalb des Organismus übertrug, um dadurch die histologischen Zweckmäßigkeiten in ihrer Entstehung zu erklären.

2. Wilhelm Roux's „Kampf der Teile".

Daß Übung ein Organ kräftigt, Untätigkeit dasselbe schwächt, weiß man seit lange, aber erst 1881 wurde durch Wilhelm Roux's Schrift „Der Kampf der Teile" nachgewiesen, worauf diese Wirkung von Gebrauch und Nichtgebrauch beruht: auf der ernährenden Wirkung des funktionellen Reizes. Ein Muskel, der gebraucht wird, ersetzt nicht nur die durch das Funktionieren verlorene Substanz wieder, sondern er „überkompensiert" den Verlust, wächst also. Auf diese Einsicht gründete Roux seinen „Kampf der Teile", den ersten Versuch, dem Selektionsprinzip eine weitere Anwendung zu geben. Roux glaubte dadurch die inneren Zweckmäßigkeiten des Organismus erklären zu können, z. B. die zweckmäßige Gestalt des Lumens der Arterien, die Faserkreuzung im Innern der Delphinflosse und die histologische Struktur der Spongiosa im Innern der Röhrenknochen der Säugetiere.

Besonders klar ist die mechanische Zweckmäßigkeit in dem letzteren Fall, wo das maschenförmige Gewebe fester Knochenbälkchen nach dem Prinzip von Zug und Druck so aufgebaut ist, als ob es sich darum gehandelt hätte, mit möglichst wenig Material ein möglichst widerstandsfähiges Gerüst herzustellen.

Offenbar kann nicht jedes einzelne Knochenbälkchen nach Größe, Stärke und Richtung durch Vererbung fest bestimmt, also auch nicht durch Selektion der Individuen gezüchtet worden sein. Gebrochene, und dann schief angeheilte Knochen zeigen überdies, daß dem nicht so ist, denn in dem angeheilten Stück bildet sich eine neue Spongiosa, deren Bälkchen und Bogen schräg zu den früheren gerichtet sind, entsprechend der jetzigen Richtung von Zug und Druck. Wenn nun Knochenzellen (Osteoblasten) durch ihre Funktion, dem Zug und Druck Widerstand zu leisten, zum Wachstum angeregt werden, mehr als andere Zellen, so erklärt sich das Zustandekommen der Spongiosa-Struktur sehr einfach, indem dann in den Richtungen des stärksten Zuges und Druckes Knochensubstanz gebildet werden muß, während in den dazwischen liegenden Maschen die anderen Zellenarten des Knochens, Bindegewebe, Gefäße, Nerven sich stärker ausbreiten müssen.

Das Verhältnis der Knochensubstanz zu den anderen Geweben des Knochens ist also hier nicht im Voraus bestimmt, ist nicht ererbt, sondern es wird erst durch die Funktion hervorgerufen; jede Zellenart muß sich da am stärksten ausbilden, wo sie am stärksten von dem für sie bestimmten funktionellen Reiz betroffen wird.

Darin liegt das Verdienst von Wilhelm Roux, uns Einsicht in diese inneren Zweckmäßigkeiten eröffnet zu haben. Wenn man aber auch mit ihm sagen kann, es finde hier ein Kampf zwischen den verschiedenen Zellen eines Organs statt um den Reiz, so liegt doch in diesem „Kampf der Teile", nicht wie Roux zuerst meinte, die volle Ursache der Zweckmäßigkeit der Gewebe, sondern sie setzt vielmehr schon zweckmäßig beschaffene Zellen, hier also Knochenzellen, voraus, und diese können nicht auf dieselbe Weise entstanden sein, vielmehr durch die Darwin-Wallace'sche Selektion der Individuen, oder wie ich sie zum Unterschied von Selektionsvorgängen in den Geweben genannt habe: Personal-Selektion.

Daß dem so ist, erkennt man sofort, wenn man sich einen bestimmten Fall vorhält. Wie sollten auf dem Kampf der Teile z. B. die vielen, bis ins Einzelnste gehenden Anpassungen der tierischen Samenzellen beruhen können, da es doch für das Wachsen und Gedeihen dieser Zellen ganz gleichgültig ist, ob sie ihre Bestimmung, das Ei zu befruchten, besser oder schlechter erfüllen. Für das Individuum ist es aber keineswegs gleichgültig, ob es wohl angepaßte Samenzellen hervorbringt, oder mangelhaft angepaßte. Wenn der Schwanz zu schwach, die Spitze nicht fein genug, der Kopf zu dick ist, kann der Samenfaden nicht die Eischale durchbohren, oder den Weg zum Ei nicht ganz zurücklegen, oder durch die enge Mikropyle nicht hindurchschlüpfen, also in allen diesen Fällen das Ei nicht befruchten. Die Anpassungen der spezifischen Zellen, welche die Gewebe zusammensetzen, können also nicht auf Histonalselektion, sie müssen auf Personalselektion beruhen, so gut, wie alle äußeren Anpassungen; nur die Anordnung der verschiedenen Zellen zu einem spezifischen Gewebe, z. B. der Spongiosa des Knochens, dürfen wir der Histonalselektion zuschreiben.

V.

Gründe für die Wirklichkeit von Selektionsvorgängen.

1. Wert der sexuellen Selektion für die Theorie.

Der Naturzüchtung steht sexuelle Züchtung zur Seite. Ich habe sie von Anfang an für eine wichtige Bestätigung der Naturzüchtung gehalten: sonderbarerweise ist aber gerade gegen sie von vielen Seiten ein abfälliges Urteil ergangen, und erst in neuester Zeit, wohl in dem Maße, als die Fülle von beweisenden Tatsachen in weitere Kreise eindringt, scheint man sich allgemein einer Anerkennung dieser Seite des Anpassungsproblems zu nähern. So erfüllt sich der Satz, den Darwin in der Vorrede zur zweiten Auflage (1874) seines Buches „Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl" ausspricht: „Meine Überzeugung von der Wirksamkeit der geschlechtlichen Zuchtwahl bleibt unerschüttert", und weiter: „Wenn die Naturforscher mit der Idee der geschlechtlichen Zuchtwahl vertrauter geworden sein werden, wird sie, wie ich glaube, in viel ausgedehnterem Maße angenommen werden, und bereits ist sie von mehreren kompetenten Richtern vollständig und günstig angenommen worden." Darwin konnte so sprechen, denn er übersah damals schon eine überwältigende Menge von Tatsachen, die zusammen ein überzeugendes Gewicht für die Richtigkeit der sexuellen Zuchtwahl bildeten.

Naturzüchtung wählt die für den Kampf ums Dasein Bestausgerüsteten zur Nachzucht aus, und zwar auf jeder Stufe der Entwicklung: sie verbessert so die Art in allen ihren Zuständen und Formen: geschlechtliche Züchtung operiert nur mit den schon Fortpflanzungsfähigen und lediglich in Bezug auf die Erreichung der Fortpflanzung. Sie geht hervor aus der Nebenbuhlerschaft der Individuen des einen, meist des männlichen Geschlechtes um den Besitz des anderen, meist des weiblichen Geschlechtes: sie kann direkt also nur das eine Geschlecht verändern, indem sie es besser ausrüstet für die Erlangung des anderen. Ihre Wirkung kann sich auf indirektem Wege aber auch auf das weibliche Geschlecht erstrecken und

dadurch die ganze Art umgestalten, ohne sie aber dadurch widerstandsfähiger im Kampf ums Dasein zu machen, denn sie ruft nur Anpassungen hervor, welche geeignet sind, den Nebenbuhler im Kampf um den Besitz der Weibchen zu besiegen, zunächst also nur Eigentümlichkeiten des werbenden Geschlechtes: die vielgestaltigen „sekundären Geschlechtscharaktere".

Die Mannigfaltigkeit dieser Charaktere ist eine so große, daß ich mir hier nicht einfallen lassen darf, sie auch nur einigermaßen vollständig vorzuführen, aber ich möchte doch so viele Beispiele anführen, als nötig ist, um das Prinzip selbst in seinen verschiedenen Äußerungen hervortreten zu lassen.

Voraussetzung der geschlechtlichen Zuchtwahl ist vor allem die ungleiche Individuenzahl der beiden Geschlechter, denn wenn jedes Männchen sein Weibchen bereit fände, so könnte ein Wettkampf um den Besitz eines Weibchens nicht eintreten. Darwin hat gezeigt, daß diese Ungleichheit der Zahl meist besteht, und zwar so, daß die Männchen in größerer Zahl vorhanden sind. Sie also sind es, welche sich um die Erlangung der Weibchen bemühen müssen.

Nicht immer aber beruht die Überzahl der Männchen auf ihrem numerischen Übergewicht, sondern vielfach auch auf Polygamie; denn wenn ein Männchen mehrere Weibchen beansprucht, so wird dadurch die Zahl der verfügbaren Weibchen den anderen Männern gegenüber verringert. Da nun die Männchen fast allgemein die Werbenden sind, so werden wir erwarten müssen, daß der Besitz sekundärer Geschlechtscharaktere hauptsächlich bei den Männchen vorkommt, und ferner, daß er besonders häufig bei polygamen Arten ist. Beides ist wirklich der Fall.

Wenn wir nun — ohne noch die Tatsachen zu kennen — erraten sollten, welcher Mittel sich männliche Tiere etwa bedienen könnten, um sich gegenüber Nebenbuhlern in den Besitz eines Weibchens zu setzen, so würden wir mancherlei Mittel nennen können, schwerlich aber eines, das nicht auch bei irgend einer Tiergruppe tatsächlich zur Anwendung gekommen ist.

Ich beginne mit dem bloßen Unterschied der Kraft, durch den sich das Männchen von dem Weibchen bei so vielen Tieren auszeichnet, so beim Löwen, Walroß, Seeelefant, Hirsch usw. Hier kämpfen die Männchen heftig um den Besitz des Weibchens, welches dem Stärkeren zufällt. In diesem ein-

fachen Fall kann wohl niemand an der Wirklichkeit einer Zuchtwahl zweifeln, und ebensowenig an dem Selektionswert der Anfangsvariation. Unterschiede der Körperstärke kennen wir ja auch vom Menschen, wenn auch bei diesem der Kampf um den Besitz des Weibes nicht mehr durch bloße Körperkraft entschieden wird.

Häufig sind diese Kämpfe heftig und hartnäckig, und oft haben sich durch Benutzung der natürlichen Waffen der Art Vervollkommnungen derselben herausgebildet, Stoßzähne beim Eber, Geweih beim Hirsch, enorme, geweihartige Kiefer beim Hirschkäfer. Auch hier kann man nicht zweifeln, daß sich Variationen dieser Organe darboten, groß genug, um zum Siege zu führen und zur Steigerung der Waffe.

Bei vielen Tieren aber entziehen sich die Weibchen anfänglich noch den Männchen, sind spröde, wollen aufgesucht und oft auch mit Gewalt festgehalten werden. Dieses Aufsuchen und Festhalten der Weibchen durch die Männchen hat wieder verschiedene Charaktere bei letzteren hervorgerufen, wie z. B. größere Augen bei den Männchen der Bienen, besonders aber bei den Ephemeriden (Eintagsfliegen), bei denen einige Gattungen außer den gewöhnlichen Netzaugen noch die sog. Turbanaugen erhalten haben, so daß der ganze Kopf mit sehenden Flächen bedeckt ist. Gerade bei diesen Arten sind die Weibchen ganz bedeutend in der Minderzahl (1 : 100), und wir verstehen, daß ein scharfer Wettbewerb um dieselben stattfinden muß und daß bei den frei in der Luft schwärmenden Tieren beiderlei Geschlechts ein möglichst weiter Gesichtskreis des Auges von wesentlichem Vorteil war; also auch hier wieder stimmen die Anpassungen mit den Voraussetzungen der Theorie.

Wir kennen nicht die Stufen, welche zu der heutigen Vervollkommnung der Augen führten, aber da die Zahl der Einzelaugen (Facetten) eine sehr viel größere geworden ist, als bei den Weibchen, so dürfen wir annehmen, daß ihre Zahl sich durch allmähliche Verdoppelung der Omma-Determinanten des Keimplasmas vermehrt hat, wie ich es früher schon für ein Sinnesorgan im allgemeinen andeutete. Auch hier kann über den Selektionswert der Anfangsstufen kein Zweifel sein: besseres Sehen sicherte hier unmittelbar schon die Fortpflanzung.

Eine ganz ähnliche Steigerung zeigt in vielen Fällen das

Geruchsorgan. Viele niedere Krebse (Daphniden) haben stärker entwickelte Geruchsorgane im männlichen Geschlecht. Der Unterschied ist oft nur gering und beträgt nur ein oder zwei Riechstifte, aber einzelne Arten zeigen eine Differenz von nahezu hundert Riechstiften (*Leptodora*). Ähnliches bei Insekten.

Kurz sei auch noch der Fang- und Haltorgane gedacht, welche bei vielen niederen Krustern im männlichen Geschlecht sich ausgebildet haben, doch spielt hier Naturzüchtung in die sexuelle hinein, insofern die Vereinigung der Geschlechter eine notwendige Bedingung für die Erhaltung der Art ist, wie denn schon Darwin hervorhob, daß in vielen Fällen diese beiden Formen von Selektionsprozessen ineinander übergehen. Gerade dieser Umstand ist mir immer als ein Beweis für Naturzüchtung erschienen, denn bei sexueller Selektion liegt es ja klar vor, daß nur der Sieg des Besserausgerüsteten die Steigerung der betreffenden Organe, der Kampfmittel, der Augen und Geruchsorgane, herbeigeführt haben kann und muß.

Wir kommen zu den Erregungsmitteln, d. h. zu derjenigen Gruppe von sexuellen Auszeichnungen, bei welchen die Entstehung durch Selektionsprozesse am stärksten bezweifelt worden ist. Da wären zuerst die Locktöne anzuführen, wie sie von vielen männlichen Insekten hervorgebracht werden, z. B. den Grillen und Cikaden. Sie können nur bei Tieren entstanden sein, deren Weibchen vor dem Männchen nicht rasch flüchteten, vielmehr von vornherein auf die Liebeswerbung einzugehen nicht abgeneigt waren. So dienten Töne, wie das Zirpen der männlichen Grillen zur Anlockung der Weibchen. Zuerst war es nur das Signal, daß ein Männchen in der Nähe sei, und das Weibchen wurde durch das fortgesetzte Gezirp näher und näher herangelockt. Wer sich am weitesten hin hörbar machte, erhielt den stärksten Zulauf und vererbte die Anfänge und später die Steigerung seiner Stimme auf die meisten Nachkommen. Mit dem Hören des Lockrufs verband sich aber bei den Weibchen sexuelle Erregung, und nun begann bei den Männchen die Verbesserung des Stimmapparates, die sich bei der Maulwurfsgrille bis zu lang gezogenem sanftem Gesang steigerte, bei den Cikaden bis zu mänadenhaftem Geschrei. Dabei trat nun der ursprüngliche Zweck der Stimme, den Aufenthalt des Männchens anzukündigen, völlig zurück, und nur die Erregung der Weibchen

wurde das Ziel, dem man zustrebte. Dabei waren die besten Sänger zugleich die stärksten Erreger, und die Steigerung ergab sich von selbst.

In ähnlicher Weise denke ich mir die Entstehung des Vogelgesanges, erst Anlockungsmittel, dann Erregungsmittel.

Noch eine andere Art von sekundären Geschlechtscharakteren ist hier anzuführen: die Düfte, welche so viele männliche Tiere zur Brunstzeit von sich ausgehen lassen.

Vielleicht hat auch hier zuerst ein solcher Duft nur die Nähe des anderen Geschlechtes angezeigt, bald aber wurde er zum Erregungsmittel, welches sich nun durch Bevorzugung der am stärksten erregenden Individuen so lange steigerte, als es noch steigerungsfähig war. Ich beschränke mich hier auf den zuletzt bekannt gewordenen Fall des Duftens der Schmetterlinge. Seitdem Fritz Müller an einem brasilianischen Falter das Duften „wie eine Blume" wahrgenommen, hat man noch viele solche Fälle kennen gelernt, und wir wissen jetzt, daß in allen Ländern, und nicht bloß bei Tag-, sondern auch sehr stark bei Nachtfaltern solche feine und auch für uns Menschen angenehme Düfte vorkommen. Der Duftstoff, ein ätherisches Öl, wird meist von den Hautzellen der Flügel erzeugt, wie ich schon kurz nach der Entdeckung der „Duftschuppen" nachwies. So ist es bei den Männchen; die Weibchen haben keine besonderen, durch ihre Gestalt schon kenntlichen Duftschuppen, aber sie müssen dennoch einen äußerst feinen Duft aushauchen, wenn unser grobes Geruchsorgan ihn auch nicht wahrnehmen kann, denn die Männchen spüren ihre Weibchen häufig schon aus großer Entfernung und auch bei Nacht auf, und sammeln sich um sie. Wir dürfen daraus schließen, daß beide Geschlechter ursprünglich einen äußerst feinen Duft ausströmten, der ihnen die Anwesenheit eines Artgenossen anzeigte, daß aber bei vielen (nicht bei allen) Arten die Männchen aus diesen feinsten Anfängen noch besonders starke Duftschuppen von charakteristischer Gestalt — lauten-, pinsel-, leyerförmig — entwickelten. Zuerst waren dieselben zerstreut über die Flügelfläche, dann aber konzentrierten sie sich, bildeten sammtartige breite Streifen, oder starke, leicht sichtbare Pinsel und erreichten endlich die höchste Stufe ihrer Entwicklung dadurch, daß sie in Gruben oder in Falten der Haut eingeschlossen wurden.

die sich öffnen können, so daß der liebliche Duft plötzlich auf das Weibchen ausströmt. So wurden auch hier Charaktere, welche die Zusammenführung der Geschlechter, und damit die Erhaltung der Art bezweckten, bei den Männchen zu Erregungsmitteln der Weibchen umgezüchtet, und es sollte wohl kaum Jemand zweifeln wollen, daß die Weibchen durch den am stärksten duftenden, d. h. sie erregenden Falter am ersten zum Entgegenkommen bestimmt wurden.

Schade, daß unser Geruchsorgan nicht fein genug ist, um die Düfte der männlichen Schmetterlinge allgemein prüfen und vergleichen zu können mit den Düften, welche Schmetterlinge sonst auch anziehen. Soweit wir sie wahrnehmen, sind es meist Blumendüfte, doch gibt es mehrere Schmetterlinge, die nach Moschus riechen. Aber Moschusgeruch tritt auch bei mehreren Pflanzen auf und ist ja auch bei dem Moschustier, dem Moschusochsen, dem Krokodil ein sexuelles Erregungsmittel.

Soweit wir wissen, sind es also ganz ähnliche Düfte, wie die der Blumen, welche von den Schmetterlingen zur Erregung der Weibchen hervorgebracht werden, ein weiterer Hinweis darauf, daß Tiere wie Pflanzen sich in weitgehender Weise den Forderungen, welche vom Leben an sie gestellt werden, fügen und gerade diejenigen Abänderungen hervorbringen können, welche am zweckmäßigsten sind. — ein Beweis weiter für meinen Satz, daß die nützlichen Variationen gewissermaßen „stets da sind". Die Blumen brachten die Düfte hervor, welche ihre Besucher anlockten, und die Männchen der Schmetterlinge dieselben oder doch ähnliche Düfte, welche ihre Weibchen anzogen und nun auch erregten.

Es gäbe da manche hübsche kleine Probleme zu lösen, denn es gibt Insekten, z. B. gewisse Fliegen, welche für uns widerliche Gerüche lieben, z. B. die von faulendem Fleisch und Aas. Es gibt aber gewisse Blumen (z. B. gewisse Orchideen), welche ebenfalls keinen lieblichen Duft ausströmen, sondern einen für uns widrigen, ekelhaften; da wäre zu erwarten, daß auch die Männchen solcher Falter für unsere Nase widrige Gerüche hervorbrächten; doch ist mir kein Fall bekannt, in dem das Letztere nachgewiesen worden wäre.

In diesen Fällen gibt es offenbar keine Erklärung als die durch Selektion, und dies leitet uns zugleich zu der letzten, und am meisten bezweifelten Art sekundärer Geschlechtscharak-

tere, zu den Schmuckfarben und Schmuckformen, zu dem brillanten Gefieder der männlichen Fasanen, Kolibris, Paradiesvögel, sowie zu vielen Arten männlicher Schmetterlinge, von dem schönen Blau unserer kleinen Lycaeniden bis zu dem herrlichen Azurblau der großen Morphiden Brasiliens. „Durchaus nicht immer, aber häufig sind die Männchen der Tagfalter schöner" als die Weibchen, und besonders in den Tropen glänzen und schimmern sie in den prachtvollsten Farben. Ich sehe wahrlich nicht ein, warum wir an der Macht der sexuellen Zuchtwahl zweifeln sollten; ich wenigstens stehe hier ganz und voll auf der Seite Darwins. Wenn wir auch gewiß nicht annehmen können, daß die Weibchen eine bewußte Wahl des „schönsten" Gatten vollziehen, und über die Vollkommenheit ihrer Bewerber wie die Preisrichter zu Gericht sitzen, so haben wir doch keinen Grund daran zu zweifeln, daß auszeichnende Formen (Schmuckfedern) und Farben besonders erregend auf die Weibchen wirken, gerade wie die Düfte der Männchen bei so unzähligen Arten von Tieren, und unter diesen gerade wieder bei Schmetterlingen. Die Zweifel, welche längere Zeit infolge irreführender Versuche glauben machen wollten, die Farben der Blumen übten keine Anziehung auf die Schmetterlinge aus, sind jetzt glücklich durch richtiger angestellte Versuche widerlegt; wir wissen jetzt, daß die Farben der Blumen der Schmetterlinge halber da sind, wie Sprengel zuerst zeigte, und daß sie den Blüten der Phanerogamen angezüchtet wurden, wie Darwin zeigte.

Ein zwingender Beweis für die Entstehung der Schmuckfarben durch sexuelle Selektion läßt sich freilich nicht führen, wohl aber sprechen viele gewichtige Gründe dafür und bilden eine Wahrscheinlichkeit, die der Gewißheit nahe kommt.

Da ist zuerst die Analogie mit den übrigen sekundären Sexual-Charakteren. Wenn der Gesang der Vögel und der Grillen sich auf diese Weise entwickelt hat, wenn die prägnanten Düfte der männlichen Tiere vom Krokodil, Moschushirsch, dem Biber, den Raubtieren und schließlich die Blumendüfte der Schmetterlinge sich auf diesem Wege entwickelt und zu ihrer heutigen Höhe gesteigert haben, warum sollten die Schmuckfarben auf anderem Wege entstanden sein? Warum sollte das Auge weniger empfindlich für spezifisch männliche, also für die Weibchen anziehende Farben und andere sichtbare Anziehungen sein, als das Geruchsorgan

für spezifisch männliche Düfte oder das Gehör für spezifisch männliche Lautäußerungen? Dazu kommt, daß die Schmuckfedern der Vögel fast immer bei der Bewerbung um die Weibchen vor diesen ausgebreitet und gezeigt werden. Ich habe schon anderswo[1]) darauf aufmerksam gemacht, daß Farbenschmuck und liebliche Düfte sich bei den Schmetterlingen, wie bei den Blumen vertreten können, wie bescheiden gefärbte Blumen (Reseda, Veilchen) oft stark duften, auffallend gefärbte aber oft geruchlos sind, so finden wir auch gerade die schönsten und buntesten unserer einheimischen Schmetterlinge, die *Vanessa*-Arten, ohne Duftschuppen, während solche bei grauen Nachtfaltern oft sehr stark entwickelt sind. Doch können beide Bewerbungsmittel auch kombiniert sein, gerade wie bei den Blumen. Wir können natürlich nicht nachrechnen, warum bei der einen Gattung beide Reizmittel ausgebildet wurden, bei der anderen nur eins von beiden, dazu müßten wir sehr viel genauer in die feinsten Lebensbeziehungen der betreffenden Arten hineinsehen können. Aus der sporadischen Verbreitung der Duftschuppen bei den Schmetterlingen, aus dem Vorkommen oder Fehlen derselben beinahe verwandten Arten dürfen wir aber schließen, daß sie eine relativ moderne Erwerbung sind, jünger als lebhafte Färbung.

Was nun den Farbenschmuck noch besonders als Produkt der Selektion kenntlich macht, ist die allmähliche Steigerung desselben durch neu hinzutretende Farbenflecke, die wir dadurch sehr gut kontrollieren können, daß hier in vielen Fällen die Farben zwar zuerst von den Männchen erworben, dann aber durch Vererbung später auf die Weibchen übertragen wurden. Die Duftvorrichtungen werden niemals übertragen, vielleicht aus demselben Grunde, aus dem auch die Schmuckfarben bei vielen Arten von Vögeln nicht auf die Weibchen übergegangen sind: weil sie diese einer zu starken Zerstörung durch Feinde aussetzen würden. Wallace hat zuerst darauf hingewiesen, daß bei den Vögeln mit gedeckten Nestern das schöne Gefieder der Männchen häufig auf die Weibchen übergegangen ist, z. B. bei den Papageien, nicht aber bei denen, welche auf offenen Nestern brüten. Gerade bei den Papageien kann man häufig erkennen, wie die schöne Färbung der Männchen den Weibchen zwar im allgemeinen auch zukommt, wie

[1]) Vorträge über Descendenztheorie, 2. Aufl., Jena 1904, I. 171.

aber einzelne Farbenflecke darauf noch fehlen, die also wohl am Männchen erst später erworben und bis heute noch nicht auf die Weibchen übertragen wurden.

Isolierung der abändernden Individuengruppe ist gewiß bei sexueller Züchtung von ganz besonderem Wert, da bei einer nur kleinen isolierten Kolonie auch eine solitäre auffallende Abänderung leichter zur Herrschaft gelangen wird, als in einer sehr großen Menge von Artgenossen.

Wer mit mir die Variationen aus Germinalselektion ableitet, der wird in dieser ein wesentliches Hilfsmittel für die Züchtung von auszeichnenden Bewerbungsmitteln sehen, von Farbenflecken, Schmuckfedern, Kehlsäcken, hornartigen Auswüchsen bei Vögeln, von Kämmen, sonderbaren Hörnern (Chamaeleon) usw. bei Reptilien, da die Anfänge dazu sich nicht allzu selten aus dem Kampf der Determinanten im Keimplasma ergeben dürften.

Aus dem Prozeß der Vererbung von Schmuckfärbungen auf die Weibchen folgt dann, wie Darwin selbst zeigte und mit interessanten Beispielen belegte, der Vorgang der Umfärbung einer ganzen Art, ein Vorgang, der sich, wie die phyletisch ältere Färbung der jungen Vögel zeigt, mehrmals im Laufe der Jahrtausende in einer Abstammungslinie wiederholt hat.

Wenn man die Fülle der Erscheinungen überblickt, welche die sekundären Geschlechtscharaktere uns darbieten, sollte man von der Richtigkeit des Prinzips der sexuellen Züchtung wohl überzeugt sein.

Die theoretische Bedeutung der sexuellen Selektion für alle analogen Prozesse scheint mir aber darin zu liegen, daß wir hier in den einfachsten Fällen den Effekt des Besser-Angepaßtseins direkt erkennen können. Es ist klar, daß der stärkere Hirsch, der im Kampf mit dem Nebenbuhler Sieger bleibt, sein Größeres an Kraft auf seine Nachkommen übertragen kann, daß also dieses Größere, mag es so klein sein, als es wolle, unzweifelhaft Selektionswert hatte und den Ausschlag gab, nicht immer über Tod und Leben, wohl aber über das Hinterlasssen von Nachkommen. Dies aber ist das Entscheidende, denn das Ausmerzen der minder gut angepaßten Form beruht auf der Verhinderung ihrer Fortpflanzung, mag dies nun durch Tod oder durch Verurteilung zur Sterilität geschehen. Allerdings im Einzelnen können wir auch

hier die sieghafte Variation nicht aufweisen: aber für die Wirklichkeit des Ausleseprozesses ist es auch gleichgültig, ob der Sieg bloß durch ein Plus an Muskelkraft, oder an Schwere des Geweihes, oder auch an Mut und Energie zu Stande kam, oder vielleicht auch durch eine Kombination aller drei Vorzüge, für die Theorie ist es auch gleichgültig, daß wir die sieghafte Variation nicht bestimmt aufweisen können: wir können sie wenigstens als vorhanden nachweisen, denn daß der Eine siegt, der Andere unterliegt muß seinen Grund haben, und dieser kann nur in den Unterschieden liegen, welche den einen Kämpfer von dem anderen unterscheiden, d. h. in den „individuellen Unterschieden". Dies aber ist die Grundlage der ganzen Theorie, sowohl der sexuellen als der Arten-Selektion.

2. Naturzüchtung.

Bei sexueller Züchtung war ein wirklicher Beweis für die Theorie deshalb möglich, weil hier in manchen Fällen nicht bloß ein idealer, sondern ein realer Kampf zwischen den Bewerbern um das Überleben in Nachkommen stattfindet, und weil dabei die kleinen Unterschiede, welche Individuum von Individuum unterscheiden, den Ausschlag geben.

Bei den Anpassungen, welche wir als Naturzüchtung bezeichnen, und welche sich auf die Erhöhung der Lebensfähigkeit der ganzen Art beziehen, spielt sich der Prozeß der Selektion nur durch ideale Kämpfe ab; nicht im Überwinden eines Artgenossen in direktem Kampf setzt sich eine vorteilhafte Abänderung durch, sondern im Überwinden aller der Schwierigkeiten und Gefahren, welche jedes Individuum einer Art zu jeder Zeit des Lebens bedrohen, vom Ei an bis zu seinem Ende.

Hier können wir deshalb in keinem Fall — soweit ich sehe — den Selektionswert der Anfangsstufen nachweisen und ebensowenig den der Steigerungsstufen. Wohl aber ist es in einigen Fällen gelungen, den Selektionswert der fertigen Anpassungen durch direkte Versuche sicher zu stellen. Wertvolle Beobachtungen haben nach dieser Richtung Cesnola und Poulton durchgeführt. Ersterer band 45 Exemplare der grünen und 65 der braunen Varietät der Gottesanbeterin (*Mantis religiosa*) mittels eines Seidenfadens an Pflanzen fest und beobachtete sie dann 17 Tage lang. Auf gleichfarbiger Unterlage

blieben die Tiere unversehrt, während 35 grüne auf braunen Pflanzenteilen schon nach 11 Tagen alle verschwunden waren, und 45 braune, die auf grünen Pflanzen angebunden waren, in derselben Zeit bis auf 10 gefressen worden waren. Die „Schutzfarbe" verdient also ihren Namen. Die Versuche von Poulton und Sanders sind mit 600 Puppen von *Vanessa urticae*, dem „kleinen Fuchs" angestellt. Die Puppen wurden an Nesseln, Baumstämmen, Zäunen, Mauern und am Boden künstlich befestigt, teils in Oxford, teils in St. Helens auf der Insel Wight. Während eines Monats wurden in Oxford 93% der Puppen getötet und zwar hauptsächlich durch kleine Vögel, in St. Helens 68% der Puppen. Dabei zeigte sich deutlich, daß die Färbung des Untergrundes der Puppe, d. h. die Sichtbarkeit derselben von größter Bedeutung ist. In Oxford schlüpften nur die 4 Puppen aus, welche an Nesseln befestigt waren, alle übrigen auf Rinde, Steinen usw. gingen zu Grunde. In St. Helens betrug die Elimination der Puppen auf Zäunen, wo sie leicht ins Auge fallen, 92%, auf Rinde 61%, auf Mauern 54% und zwischen Nesseln 57%.

Diese interessanten Versuche bestätigen unsere Ansichten über Schutzfärbung und zeigen weiterhin, daß in der Tat die Vernichtungsziffer der Arten eine überaus hohe ist, die Auslese also eine scharfe sein muß.

Wir dürfen also wohl sagen, daß der Selektionsprozeß mit logischer Notwendigkeit aus der Erfüllung der drei Voraussetzungen der Theorie: Variabilität, Vererbung und Kampf ums Dasein mit seiner bei allen Arten enormen Vernichtungsziffer hervorgehe. Dazu kommt noch ein vierter Faktor, nämlich die Steigerung der Variationen, welche Darwin tatsächlich schon feststellte, welche wir aber vom Boden der Germinalselektion aus jetzt auch theoretisch begründen können.

Diesem logischen Beweis kann man indessen eine gewisse Unsicherheit vorwerfen eben wegen unseres Unvermögens, den Selektionswert der Anfangs- und der Steigerungsstufen im einzelnen nachzuweisen. Wir sind also auf einen Wahrscheinlichkeitsbeweis angewiesen. Derselbe liegt in der Erklärungskraft der Theorie, und diese soll hier noch beleuchtet werden.

Zuerst sei betont, daß die Theorie — was oft übersehen wird — nicht nur die Umwandlungen der Arten erklärt,

sondern auch ihr Gleichbleiben: sie enthält in sich neben dem Prinzip der Veränderung auch das des Beharrens. Es geht unmittelbar aus dem Wesen der Selektion hervor, daß sie einen Teil nicht nur bis zur Höhe der Anpassung verändert, sondern dann auf dieser Höhe erhält.

Diese konservierende Wirkung der Naturzüchtung ist von großer Bedeutung, ist auch schon von Darwin früh erkannt worden, und folgt von selbst aus dem Prinzip, dem Überleben des Passendsten. Wir verstehen daraus, warum eine Art, die einmal bestimmten Lebensbedingungen vollkommen angepaßt ist, sich dann nicht weiter mehr verändert, sondern „konstant" bleibt, sofern die Bedingungen für sie dieselben bleiben, mag dies Jahrtausende, oder ganze geologische Epochen hindurch der Fall sein.

Der stärkste Beweis für die Kraft des Selektionsprinzips liegt aber in der Unzahl von Erscheinungen, die auf keine andere Weise erklärt werden können. Dahin gehören alle Bildungen, welche dem Organismus nur passiv von Vorteil sind, weil sie alle aus dem vermeintlichen „Lamarck'schen Prinzip" nicht hervorgegangen sein können. Dieselben sind so oft schon besprochen worden, daß ich hier nur auf sie hinzuweisen brauche.

Man hat bis in die neueste Zeit hinein die sympathische Färbung der Tiere, z. B. die weiße der arktischen Tiere, auf die direkte Wirkung äußerer Faktoren ganz oder doch teilweise beziehen wollen, allein die Tatsachen stimmen vollständig mit der Zurückführung auf Selektionsvorgänge, ohne daß man, wie bei jener Erklärung, die willkürliche Voraussetzung zu machen braucht, viele Arten seien zwar „reizempfindlich", z. B. für die Kälte, andere aber nicht. Die Mehrzahl der arktischen Landtiere, Säuger und Vögel der arktischen Zone ist weiß, und das beweist, daß sie alle die Variation, die für sie nützlich war, darbieten konnten: der Zobel aber ist braun und er lebt auf Bäumen, wo die braune Farbe ihn besser schützt und verbirgt. Auch der Moschusochse (*Ovibos moschatus*) ist braun und sticht vom Eis und Schnee stark ab, aber er schützt sich gegen Raubtiere durch herdenweises Zusammenleben, und dafür ist es von Vorteil, von Weitem schon sichtbar zu sein. Daß so viele Arten weiße Abarten bilden konnten, beruht nicht auf besonderer Reizbarkeit der Haut, auf Einwirkung der Kälte, sondern darauf, daß Säuger und Vögel überhaupt leicht

in Weiß abändern. Auch bei uns kommen viele Vögel (Staare, Amseln, Schwalben usw.) gelegentlich weiß vor, aber die weißen Varietäten halten sich nicht, weil sie rasch Raubtieren zum Opfer fallen. So ist es auch mit weißen Rehen, Hirschen usw. Das Weiß entsteht also aus inneren Ursachen und wird nur dann erhalten, wenn es nützlich ist.

Eine Unzahl von Tieren aus grüner Umgebung hat sich ebenfalls in Grün gekleidet, vor allem Insekten, Raupen, Heuschrecken, Verfolgte und Verfolger. Daß es nicht etwa eine direkte Wirkung der Umgebung ist, welche die Farbe hervorruft, zeigen die mancherlei Arten von Raupen, welche zwar auf Blättern sitzen und an ihnen fressen, aber trotzdem braun sind. Sie fressen dann bei Nacht, wandern aber für den Tag an den Stamm des Baumes und verbergen sich in den Furchen der Rinde. Man darf daraus nicht schließen, daß sie nach Grün nicht hätten variieren können, denn wie es Schneetiere gibt, die nur im Winter weiß sind, im Sommer aber braun (Alpenhase, Schneehuhn der Alpen usw.), so gibt es auch grüne Blattinsekten, welche nur solange grün bleiben, als sie noch klein und deshalb auf dem Blatt schwer zu sehen sind, welche aber in den letzten Stadien des Raupenlebens, wenn sie über Blattgröße hinauswachsen, braun werden. Sie verbergen sich dann bei Tag, oft nur zwischen welken Blättern am Boden oder geradezu in der Erde. Es ist interessant zu sehen, daß bei derselben Gattung *Chaerocampa* die eine Art erst im letzten Raupenstadium braun wird, die andere schon früher, und daß bei manchen Arten auch das letzte Stadium nicht durchweg, sondern nur zum Teil sich braun färbt, während ein anderer Teil grün bleibt. Mag es sich hier um eine Doppelanpassung handeln, oder um eine allmähliche Verdrängung des Grün durch das Braun, in jedem Fall hat auch hier dieselbe Art, ja dasselbe Individuum, beide Variationen hervorbringen können. Ebenso steht es bei manchen unter den blattähnlichen Heuschrecken, z. B. bei der oben erwähnten Gottesanbeterin (*Mantis religiosa*).

Noch stärkere Beweise aber bieten jene oft genannten Fälle, in welchen das Insekt einen anderen Gegenstand täuschend nachahmt. Wir kennen jetzt eine Menge solcher Fälle, so die vielen Nachahmungen von grünen oder welken Blättern, die auf die verschiedenste Weise zu Stande kommen, teils durch bloße Änderungen in der Gestalt des Tieres und

seiner Farbe, teils durch Auftragung förmlicher Malereien, wie sie sich z. B. bei dem indischen Blattschmetterling, der *Kallima inachis*, finden. Von der einzigen Tagfaltergattung *Anaea* gibt es in den Wäldern Südamerikas an die hundert Arten, die alle oben bunt sind, auf der Rückseite aber die feinste Nachahmung in Färbung und Musterung eines Blattes aufweisen, meist ohne die Einzeichnung deutlicher Blattrippen, aber trotzdem überaus täuschend.

Fig. 3.
Anaea divina, Unterseite.

Wer nur einen solchen Schmetterling gesehen hat, wird zweifeln, ob manche der unbedeutenden Zeichnungs-Einzelheiten wirklich dem Tier von Nutzen sein können, z. B. die scheinbaren Löcher und Spalten in dem scheinbaren dürren oder halbfaulen Blatt, die meist dadurch zu Stande kommen, daß an einer kreisrunden oder ovalen Stelle die Schuppen fehlen, so daß die farblose Flügelmembran bloßliegt und man durch die Stelle wie durch ein Fenster hindurchsehen kann. Ob die verfolgenden oder suchenden Vögel darin einen Tautropfen sehen oder den Fraß eines Insekts, ist gleichgültig, jedenfalls erhöht diese Glasstelle für sie die Täuschung, denn sie wiederholt sich bei vielen Blattschmetterlingen, ohne aber bei allen vorzukommen und wird in einigen Fällen in ganz eigentümlicher Weise ersetzt. Bei einer *Anaea*-Art sieht der sitzende Schmetterling ganz so aus wie ein Blatt, dem an seinem Vorderrand ein großes halbmondförmiges Stück herausgefressen worden wäre, etwa von einer Raupe; sieht man aber näher zu, so fehlt nichts an dem Flügel, aber die halbmondförmige Stelle ist von hell-blaßgelblicher Färbung, während die übrige Fläche des Flügels dunkelbraun dagegen absticht (*Anaea divina*, Figur 3).

Aber noch in anderer Weise wird eine ähnliche Täuschung hervorgerufen. Ich habe mir früher zuweilen Gedanken darüber gemacht, welchen Vorteil wohl das grellweiße C auf dem sonst wie Straßenstaub gefärbten sog. C-Vogel (*Vanessa C-album*) haben könnte. Poulton hat nun neuerdings durch Versuche erwiesen, daß es die Nachahmung einer engen Spalte vorstellt, wie sie oft in trockenen Blättern zu sehen ist und leicht zu sehen ist, wenn das Licht hindurchfällt.

Der Nutzen lag hier offenbar in der Darbietung eines dem Vogel sehr bekannten Bildes eines gebrochenen Blattes mit hellschimmernder Bruchspalte, und wir dürfen aus der Nachahmung so kleiner Einzelheiten schließen, daß die Vögel äußerst scharfsichtige Beobachter sind, denen jede Abweichung vom Gewöhnlichen sofort auffällt und zu näherer Untersuchung veranlaßt.

Es leuchtet ein, daß so detaillierte, man möchte sagen raffinierte Täuschungsbilder nur im Laufe langer Zeitläufte zu Stande kommen, indem von Zeit zu Zeit eine Neuerwerbung die schon vorhandene Ähnlichkeit noch erhöht.

Solchen Tatsachen gegenüber kann weder vom Zufall die Rede sein, noch ist es bisher jemand gelungen, eine andere Erklärung an Stelle der Selektion zu setzen.

Übrigens sind die scheinbaren Blätter keineswegs vollkommene Kopien des Blattes: viele stellen nur ein eckig abgerissenes oder abgebrochenes Stück eines Blattes dar, oder nur die Hälfte oder zwei Drittel eines solchen, wie ja auch die wirklichen Blätter häufig nicht ganz, sondern teilweise von anderen Blättern unbedeckt dem Blick sich darbieten. Aber selbst solche, die das ganze Blatt mit Stiel, Rippen, Spitze und der vollen Blattspreite darstellen, wie die *Kallima*- und *Anaea*-Arten, sind doch keine wirkliche Kopie, die etwa einen Botaniker befriedigen könnte, sondern es fehlt noch viel daran. Selbst bei *Kallima* sind die Seitenrippen des Blattes niemals alle in die Zeichnung eingetragen, sondern auf der linken Seite zwei bis drei, auf der rechten vier bis höchstens fünf, und in vielen Individuen sind sie ziemlich undeutlich, in anderen wieder scharf hervortretend. Darin liegt ein weiterer Beweis für den Ursprung aus Selektionsprozessen, denn nicht ein botanisch genaues Bild des Blattes konnte auf diese Weise entstehen, sondern nur eine Fixierung solcher Einzelheiten, welche die Täuschung erhöhten.

So verstehen wir auch nur unter Voraussetzung der Entstehung durch Selektion, daß die Blattnachahmung bei den Tagfaltern nur auf der unteren Fläche der Flügel, bei den Nachtfaltern nur auf der oberen Seite derselben steht, entsprechend der Haltung der Flügel in der Ruhe bei Tag- und bei Nachtfaltern.

Die stärksten Beweise für die Theorie aber bilden die eigentlichen „Mimicry"-Fälle, jene zuerst von Bates (1861) entdeckten Anpassungen, die darin bestehen, daß eine Art eine andere nachahmt, ihr mehr oder weniger ähnlich wird, und zwar immer einer solchen Art, die selbst Schutz gegen viele ihrer Feinde genießt, sei es, daß sie durch widerlichen Geschmack ungenießbar ist, oder daß sie gefährlich ist.

Besonders die Insekten, und unter diesen vor allen die Schmetterlinge zeigen solche Fälle mannigfaltiger Ausbildung. Mehrere von diesen sind jetzt aufs genaueste untersucht und in allen ihren Einzelheiten festgestellt worden, und es ist schwer, zu begreifen, wie sich dagegen immer noch Opposition geltend machen kann. Man studiere doch die vielen und genauen Beobachtungen, welche z. B. von Poulton in seinen verschiedenen trefflichen Aufsätzen über Mimicry[1]) umfassend und sorgfältig zusammengestellt und kritisch beleuchtet sind, und man wird von den sonderbaren Einwürfen, welche dagegen immer wieder erhoben werden, zurückkommen; schärfere Beweise für die Wirklichkeit von Selektionsprozessen, wie sie gerade diese Fälle uns an die Hand geben, können wir wahrlich nicht erhoffen. Man hat auch die Voraussetzungen der Mimicry-Theorie angezweifelt, bestritten z. B., daß Tagfalter von Vögeln verfolgt und gefressen werden, aber besonders auf diesen Punkt gerichtete Beobachtungen in Indien, Afrika, Amerika und Europa haben jeden Zweifel darüber beseitigt. Wäre es nötig, so könnte ich auch selbst noch Beobachtungen dazu liefern, denn ich habe oft gesehen, wie Tagfalter, die ich aus dem Fenster fliegen ließ, von Rothschwänzchen mit großer Geschicklichkeit gefangen, dann ihrer Flügel beraubt und endlich den Jungen ins Nest gebracht wurden. Einmal wurden im Laufe einer halben Stunde über zwanzig Stück vom kleinen Fuchs (*Vanessa urticae*) in dieser Weise behandelt,

[1]) „Essays on Evolution" 1889—1907. Oxford 1908, an vielen Stellen, z. B. p. 269.

so daß auf dem Gartenweg unter dem Fenster ein ganzes Sortiment von Schmetterlingsflügeln lag, denn diese werden nie mitgefressen.

Ebenso ist durch Versuche und Beobachtungen im Freien festgestellt, daß es auf allen großen Verbreitungsgebieten Schmetterlinge gibt, welche von Vögeln und Eidechsen, ihren Hauptfeinden, verschmäht werden, weil sie einen widerlichen Geruch und Geschmack an sich haben. Sie sind meist bunt und auffallend gefärbt, also — wie Wallace zuerst es deutete — mit einem leicht kenntlichen Zeichen versehen: Widrigkeitszeichen oder Warnungszeichen (warning colours). Wären sie nicht leicht und von fern schon kenntlich, so würden sie vielfach von Vögeln angehackt und dann, ihres widrigen Geschmackes wegen, liegen gelassen; so aber werden sie von den Insektenfressern als ungenießbare Beute gleich erkannt und unbeachtet gelassen. Solche „immune“ [1]) Arten werden überall, wo sie vorkommen, von anderen, wohlschmeckenden Arten nachgeahmt, die dadurch Schutz erlangen.

Gewiß ist auch diese Auslegung bunter und auffallender Farben eine Hypothese, aber ihre Grundlagen, Widrigkeit und Gefressenwerden anderer Schmetterlinge sind gesichert, und die Folgen — die Existenz von mimetischen, genießbaren Arten — bestätigen sie aufs Glänzendste!

Aus vielen, heute bekannten Fällen hebe ich einen hervor, weil er besonders merkwürdig und dabei gut untersucht ist: *Papilio merope*, einen schönen großen Tagfalter, der von Abyssinien an in ganz Afrika bis nach dem Cap der guten Hoffnung zu Hause ist.

Im männlichen Geschlecht ist er nach Farbe und Flügelgestalt überall nahezu derselbe, kleine Abweichungen in der spärlichen schwarzen Zeichnung auf dem gelblichweißen Grund abgerechnet. Die Weibchen aber treten in mehreren ganz verschiedenen Gestalten und Färbungen auf, und von diesen ist nur eine, in Abyssinien vokommende dem Männchen ähnlich, alle drei oder vier anderen Weibchenformen sind mimetische, d. h. sie kopieren einen Schmetterling aus einer ganz anderen Familie, den Danaiden, der zu den immunen gehört.

[1]) Der Ausdruck bezieht sich natürlich nicht auf alle Feinde dieser Falter; gegen Schlupfwespen sind sie z. B. meist durch ihren widrigen Geruch nicht geschützt.

Auf jedem Wohngebiet haben die Weibchen zwei oder selbst drei verschiedene immune Arten nachgeahmt.

Es wäre noch viel Interessantes über diesen Fall zu sagen, doch würde es der Haltung dieser Schrift nicht entsprechen, wollte ich genauer auf den etwas verwickelten Fall des Polymorphismus bei *Pap. merope* eingehen. Wer sich dafür interessiert, findet eine genaue Darstellung des Sachverhaltes, soweit wir ihn heute kennen, bei Poulton „Essays on Evolution", Oxford 1908, p. 373—375.[1]) Ich will nur noch hinzufügen, daß man aus den Eiern eines Weibchens in Südafrika drei verschiedene mimetische Weibchenformen erzogen hat. Die Ähnlichkeit derselben mit ihren immunen Vorbildern geht so weit, daß die Lokalformen der Vorbilder in ihren Einzelheiten völlig kenntlich von den Nachahmern kopiert werden.

Zum Beschluß dieses Falles sei noch gesagt, daß auf Madagaskar *Papilio meciones* fliegt, ein Falter, der etwas kleiner als *merope*, aber ihm in Farbe und Zeichnung sehr ähnlich ist, und in beiden Geschlechtern gleich gefärbt; also vielleicht die Stammform von *Pap. merope*!

Solchen Tatsachen gegenüber muß jeder Versuch einer anderen Erklärung verstummen. Aber auch alle anderen Einzelheiten des Falles stimmen mit der Voraussetzung von Selektion überein und lassen keine andere Auslegung zu. Daß die Männchen keine Schutzfärbung angenommen haben, erklärt sich daraus, daß die Männchen im allgemeinen zahlreicher, und daß die Weibchen wichtiger für die Erhaltung der Art sind, auch länger leben müssen, um ihre Brut abzusetzen. Wir finden dasselbe Verhalten bei manchen anderen Arten, und in einem Fall, in dem das Männchen ebenfalls mimetisch gefärbt ist, kopiert es eine andere und ganz verschieden gefärbte immune Art als das Weibchen (*Elymnias undularis*). Die Sache erklärt sich leicht, wenn man bedenkt, daß allzu viele falsche Immune die Vögel bald merken lassen würden, daß unter den mit Widrigkeitsfarben Gezeichneten auch genießbare sich befinden. Daher auch die Nachahmung mehrerer

[1]) Dort hat Professor Poulton auch einige irrtümliche Bezeichnungen verbessert, welche ich zu den Tafeln meines Buches „Vorträge über Deszendenztheorie" leider übersehen hatte, und welche sich eben auf *Pap. merope* beziehen. Wenn diese Fehler in den Bezeichnungen auch für das Verständnis der Mimicry-Theorie ohne Bedeutung sind, so hoffe ich doch, sie bald in einer folgenden Auflage verbessern zu können.

verschiedener Immuner durch die Weibchen von *Papilio merope!*

Ich bedauere, daß der mangelnde Raum mich hindert, mehrere Beispiele dieser Art von Mimicry anzuführen und genauer zu beleuchten. An dem Fall von *Pap. merope* allein läßt sich übrigens schon mancherlei erkennen, was für unsere Einsicht in die Umwandlungen bedeutungsvoll ist. Er zeigt uns zunächst das, was ich früher einmal mit etwas starkem Ausdruck „die Allmacht der Naturzüchtung" genannt habe, einem Gegner gegenüber, der von ihrer „Unzulänglichkeit" (inadequacy) gesprochen hatte. Wir sehen hier, daß ein und dieselbe Art vier oder fünf verschiedene Zeichnungs- und Färbungsmuster hervorzubringen vermag; es ist also Färbung und Zeichnung nicht, wie man oft geglaubt hat, ein notwendiger Ausfluß der spezifischen Natur der Art, sondern eine echte Anpassung, die nicht durch direkte Wirkung der klimatischen Einflüsse hervorgerufen sein kann, sondern lediglich durch die — ich möchte sagen — Sortierung der von der Art hervorgebrachten Variationen je nach ihrer Nützlichkeit. Daß Raupen grün oder braun sein können, ist wohl schon mehr, als die alte Vorstellung von der Spezies erwarten mochte, daß aber ein und derselbe Schmetterling bald gelblichweiß, mit Schwarz, bald Rot mit Schwarz und reinem Weiß, bald tief Schwarz mit großen, rein weißen Flecken, bald Schwarz mit einem großen braungelben Flecken und vielen kleinen weißen und gelblichen Flecken sein könne, daß er in der einen Form geschwänzt, wie seine Stammform, in der andern ungeschwänzt, wie seine Danaiden-Vorbilder sein könne, das zeigt uns eine so weitgehende Fähigkeit der Veränderung und Anpassung, wie wir sie nicht erwartet hätten, sähen wir nicht die Tatsache vor uns. Wie das möglich ist, wie die primären Farben-Variationen sich so steigern und verbinden konnten, bleibt uns heute noch ein Rätsel; wir können an den modernen Dreifarbendruck denken — vielleicht gehen hier ähnliche Kombinationen der primären Farben vor sich, jedenfalls aber wird die Direktion dieser primären Variationen durch den Maler gegeben, den wir als Naturzüchtung kennen, denn eine andere Möglichkeit, wie das Vorbild auf den Nachahmer wirken könnte, gibt es nicht. Dasselbe Klima umgibt die vier Formen der Weibchen, dieselbe Nahrung beeinflußt sie.

Übrigens ist *Pap. merope* durchaus nicht die einzige

Schmetterlingsart, die zwei verschiedene Färbungsmuster auf ihren Flügeln hervorbringen konnte. Viele Arten der asiatischen Gattung *Elymnias* ahmen auf der Oberseite eine immune Danaide sehr gut nach, oft mit dunkel stahlblauem Grund; auf der Unterseite gleichen sie einem braungelben verwitternden Blatt — also zweierlei Schutzfärbungen in zweierlei Sinn! Ähnliches beobachten wir auch bei vielen nichtmimetischen Faltern, z. B. bei allen unseren *Vanessa*-Arten, die auf der Unterseite eine graubraune bis braunschwarze Schutzfärbung aufweisen, nur daß wir bei ihnen die bunte Oberseite in ihrer biologischen Bedeutung noch nicht mit Sicherheit zu deuten wissen.

Im allgemeinen sind die mimetischen Schmetterlinge seltenere Arten, doch gibt es Ausnahmen davon, wie z. B. *Limenitis Archippus* in Nordamerika, dessen geschütztes Vorbild aber auch in ungewöhnlicher Menge vorkommt und deshalb auch eine größere Zahl von Nachahmern verträgt.

In einer anderen Kategorie von Mimicry sind die Nachahmer oft häufiger als das Vorbild, nämlich bei der Nachahmung gefürchteter Insekten durch harmlose. Bienen und Wespen sind durch ihren Stachel gefürchtet und werden von harmlosen Schwebfliegen der Gattungen *Eristalis* und *Syrphus* kopiert, und diese Nachahmer kommen in ganzen Schwärmen an blühenden Pflanzen vor ohne Schaden für sich und ihre Vorbilder; sie werden eben gefürchtet und deshalb unbehelligt gelassen.

Nicht unerwähnt darf ich ferner die theoretisch bedeutsame Entdeckung von Poulton lassen, welche uns lehrt, daß bei mimetischen Schmetterlingen der gleiche Effekt auf ganz verschiedene Weise erreicht werden kann. So beruht die glasartige Durchsichtigkeit der Flügel bei einer gewissen Helikonide (*Methona*) auf Verkleinerung der Schüppchen, bei der Danaide (*Ituna ilione*) auf dem Ausfallen der Schüppchen, und bei einem dritten Nachahmer (*Castnia linus* var. *heliconoides*) kommt die glasartige Beschaffenheit des Flügels weder durch Kleinheit noch durch Ausfallen der Schüppchen zu Stande, sondern durch völlige Farblosigkeit und Durchsichtigkeit derselben. Also nicht etwa unbekannte äußere Einflüsse haben die Glasartigkeit des Flügels bei diesen drei Arten hervorgerufen, wie Einige gemeint haben, aber ebensowenig eine hypothetische innere Entwicklungsrichtung, denn sie verändern sich ja

ganz verschiedenartig. Allein Selektion kann Ursache dieser Übereinstimmung sein, indem sie bei jeder Art die sich darbietenden günstigen Variationen erhielt und steigerte, bis der nötige Effekt erreicht war. Es ist erstaunlich, gerade in diesen Fällen die große Treue der Kopien zu sehen, denn nicht der ganze Flügel ist glasartig geworden, sondern gewisse Stellen sind schwarz gefärbt geblieben und heben sich scharf von dem glasartigen Grund ab. Offenbar sind die Verfolger dieser Falter sehr scharfsichtig, sonst hätte die Übereinstimmung der drei Arten nicht so weit getrieben werden können. Je schlechter die Feinde sehen und beobachten, um so mangelhafter muß das Nachbild ausfallen, und wenn sie blind wären, so würde gar keine sichtbare Ähnlichkeit zwischen den Schutzbedürftigen haben entstehen können. Auch das trifft bei einem Käfer zu, der bei Ameisen schmarotzt und von diesen im Nest geduldet wird, offenbar, weil sie ihn für ihres Gleichen halten. Er kopiert sie nämlich in Gestalt, Beschaffenheit der Oberfläche usw. sehr gut, nicht aber in der Farbe; das würde unmöglich gewesen sein auf dem Selektionsweg: denn diese Ameisen sind blind.

Auch in Bezug auf die Treue der Kopie stimmen die Tatsachen mit der Theorie, nach welcher die Ähnlichkeit allmählich entstanden und gewachsen sein muß. Wir können das heute noch in vielen Fällen erkennen, denn heute noch sind die mimetischen Arten ihrem immunen Vorbild in sehr verschiedenem Grade ähnlich. Man vergleiche z. B. die vielen verschiedenen Nachahmer der *Danais chrysippus*, wie ungleich nahe sie in der braungelben Grundfarbe und in der Stellung, Größe und scharfen Begrenzung und Zahl der hellen Randflecke ihrem Vorbild gekommen sind. Oder man vergleiche *Elymnias undularis* Weibchen (Tafel, Fig. 12) mit seinem Vorbild *Danais genutia* (Fig. 11): die Ähnlichkeit in der Farbe ist vorhanden, aber die Zeichnung der *Danais* ist nur in plumper Weise bei *Elymnias* erreicht.

Ebenso stimmt mit der Theorie die Tatsache, daß auch bei der größten Ähnlichkeit im Färbungsmuster doch niemals das so konstante und für die Systematik der Schmetterlinge so wichtige Adersystem des Flügels mit von der Veränderung betroffen wird. Die Verfolger der Schmetterlinge haben keine Zeit, sich auf entomologische Feinheiten einzulassen.

Einen scheinbar unlöslichen Widerspruch gegen die Mimicry-Theorie enthalten die folgenden Fälle, von denen einige schon Bates bekannt waren, ohne daß er aber zu einer befriedigenden Erklärung derselben gelangte.

Es gibt in Südamerika, wie schon gesagt, viele Nachahmer der immunen Helikoniden. Unter diesen befinden sich nun nicht bloß eßbare Arten, die des Schutzes der Verkleidung bedürfen, sondern auch solche, die selbst widrig schmecken und ungenießbar sind. Wie konnte nun bei ihnen das Helikonidenkleid sich ausbilden und wozu nützt es ihnen, da sie ja ohnehin schon ungenießbar sind? So fliegen z. B. in Bahia vier Falter, die sich in Farben, Zeichnung und Flügelschnitt zum Verwechseln ähnlich sehen, und von denen keiner genießbar für Vögel ist, vielmehr alle widrig. Sie gehören vier verschiedenen Familien an, und man muß also fragen, woher diese Ähnlichkeit, und wozu? da doch jeder von ihnen auch in einem anderen Kleid geschützt gewesen wäre. Lange Zeit wußte man darauf keine genügende Antwort zu finden, aber siebzehn Jahre nach Bates's Beobachtung (1879) kam Fritz Müller[1]) auf die Lösung des Rätsels, indem er geltend machte, daß den Vögeln die Kenntnis der Ungenießbarkeit der Helikoniden nicht schon angeboren sein könne, daß sie vielmehr erst durch Erfahrung lernen müßten, welche Schmetterlinge wohlschmeckend und welche widerlich sind. Jeder junge Vogel müsse also mindestens ein Exemplar jeder ungenießbaren Art einmal gekostet und widerlich gefunden haben, ehe er diese Art zu meiden, d. h. zu verschonen lernte. Wenn nun aber vier ungenießbare Arten sich sehr ähnlich sehen, so wird er sie für dieselbe Art halten und auch die drei anderen vermeiden. So entwickelte sich ein Auslese-prozeß, in dem immer die Helikoniden-Ähnlichsten überlebten, und der bis zu einer so starken Ähnlichkeit sich steigerte, daß die vier Arten selbst in der Sammlung nicht leicht zu unterscheiden sind. Der Vorteil für die vier Arten, wie sie z. B. in Bahia neben einander leben, liegt darin, daß nun immer nur eine Art aus dem Mimicry-Ring („inedible association") von dem jungen Vogel probiert werden muß, während früher deren vier nötig waren. Da die Zahl der jungen Vögel groß ist, so macht dies einen bedeutenden Unterschied in der Vernichtungs-

[1]) In „Kosmos" 1879, p. 100.

ziffer aus. Auf beigegebener Tafel sind die bei Bahia fliegenden vier Arten abgebildet: *Lycorea Halia, Heliconius Eucrate, Melinaea Ethra* und *Mechanitis Lysimnia* (Fig. 1—4).

Diese interessanten und für die Theorie wichtigen Mimicry-Ringe sind bis auf unsere Tage Gegenstand zahlreicher und trefflicher Beobachtungen gewesen und sind wenigstens in ihren Grundlagen jetzt völlig gesichert. Müller hatte seine Ansicht, daß junge Vögel erst durch Erfahrung ihre Beute unterscheiden lernen, ohne weitere Begründung, gewissermaßen als selbstverständlich hingestellt. Erst später wurde durch Lloyd Morgans[1]) Versuche mit jungen Vögeln der Beweis geführt, daß dem wirklich so ist, zugleich ein weiterer Beweis gegen das Lamarck'sche Prinzip; die Erfahrungen der Eltern werden nicht auf die Jungen vererbt.

Außer den zuerst beobachteten südamerikanischen Mimicry-Ringen sind später von Moore auch solche im tropischen Indien und von Poulton und Dixey in Afrika nachgewiesen worden, und es steht zu erwarten, daß noch weitere interessante Tatsachen darüber nachfolgen werden.

Also auch hier sind die Voraussetzungen der Theorie erfüllt, und wie Vieles könnte noch angeführt werden, was zu demselben Ergebnis führt!

Wie nun bei Mimicry verschiedene Arten einander durch Selektionsvorgänge ähnlich geworden sind, so kennen wir auch ganze Klassen von Erscheinungen, bei welchen Pflanzen und Tiere einander angepaßt und dadurch in bedeutendem Grade verändert worden sind. Ich denke hier zunächst an das Verhältnis der Blumen zu den Insekten: da aber über dieses Kapitel ein besonderer Bericht erscheinen wird für das „Darwin-Memorial"[2]), so enthalte ich mich eines Eingehens, und beschränke mich darauf, nur die Bedeutung dieser merkwürdigen Fälle für die Selektionstheorie hervorzuheben. Darwin hat gezeigt, daß die ursprünglichen unscheinbaren Blüten der Phanerogamen erst durch den Besuch der Insekten zu Blumen umgewandelt wurden, und daß umgekehrt mehrere der großen Insektenordnungen durch den Blumenbesuch mehr und mehr umgeprägt wurden, und zwar gerade in denjenigen Teilen

[1]) „Habit and Instinct" London, 1896.

[2]) K. Goebel, „The biology of flowers" in „Darwin and modern science". Cambridge 1909.

ihres Körpers, welche mit ihrem Blumenbesuch in Beziehung standen. So sind vor allen die Bienen und die Schmetterlinge durch den Blumenbesuch zu dem geworden, was sie heute sind. Auch hier erklären sich alle scheinbaren Widersprüche gegen die Theorie bei näherer Betrachtung auf das Schönste, und dienen uns zu ihrer weiteren Befestigung. Durch Selektion kann nur entstehen, was für den betreffenden Organismus von Nutzen ist, niemals aber etwas, was nur einem fremden Organismus nützt; wir müssen also erwarten, daß bei den Blumen nur ihnen selbst nützliche Eigentümlichkeiten entstanden sind, nicht solche, die bloß den Insekten nützen, und umgekehrt, daß bei den Insekten nur solche entstanden, die ihnen von Nutzen sind, nicht bloß der Pflanze. Nur eine Ausnahme davon schien es eine Zeit lang zu geben, bei der Befruchtung der Yuccablume durch eine kleine Motte, *Pronuba yuccasella*. Dieser kleine Schmetterling hat nämlich an seinen Mundteilen einen sichelförmigen Anhang, der sich bei keinem anderen Schmetterling vorfindet, und der dazu benutzt wird den gelben Blütenstaub der Yucca in die Narbe des Fruchtknotens hineinzustopfen und dadurch die Befruchtung der Blume zu bewirken. Hier scheint also wirklich eine Neubildung, die rein nur für die Blume nützlich ist, am Schmetterling entstanden zu sein: der Widerspruch löst sich aber, sobald wir erfahren, daß die Motte ihre Eier in den Fruchtknoten der Yucca hineinlegt, und daß die auskriechenden Räupchen sich von den heranwachsenden Samen der Yucca ernähren. Der Schmetterling sorgt also dadurch für seine Brut, daß er die Befruchtung der Blume bewirkt, denn dadurch beginnt ja erst die Entwicklung der Samen. Es steht also nichts im Wege, auch diese Abänderung der *Pronuba yuccasella* auf Züchtungsvorgänge zu beziehen, welche den Maxillartaster des Weibchens nach und nach in das heutige, sichelförmige Instrument zum Abschaben des Pollens umgestaltete, und zugleich in dem Tier den Instinkt entwickelte, den Pollen auf die Narbe zu bringen.

Also auch auf diesem Gebiet findet die Selektionslehre nur Bestätigungen, auch hier war es nicht möglich, derselben eine andere Erklärung entgegen zu stellen, welche heute noch, nachdem so viel über dieses Gebiet bekannt und erarbeitet worden ist, als ein ernsthafter Einwurf genommen werden könnte. Daß also Selektion ein Faktor, und zwar ein mächtiger

Faktor in der Entwicklung der Lebewelt ist, das läßt sich nicht mehr bezweifeln. Auch wenn wir nicht im Stande wären, einen förmlichen Beweis für ihre Wirklichkeit zu erbringen, d. h. durch direkte Beobachtung zu zeigen, daß die kleinen „individuellen Variationen" im einzelnen Fall den Ausschlag geben und darüber entscheiden können, wer in Nachkommen weiterleben soll und wer nicht — selbst dann müßten wir Selektion doch annehmen, weil sie die einzige mögliche Erklärung ist, welche wir für ganze Klassen von Erscheinungen geben können, und weil sie sich andererseits aus Faktoren zusammensetzt, welche als tatsächlich vorhanden nachgewiesen werden können, und welche, wenn vorhanden, mit logischer Notwendigkeit so zusammenwirken müssen, wie die Theorie es verlangt. Wir müssen sie annehmen, weil die Erscheinungen der Entwicklung und der Anpassung einen natürlichen Grund haben müssen.[1])

Viele geben zu, daß Selektion die Anpassungen erkläre, aber sie meinen, damit sei doch nur ein Teil der Erscheinungen erklärt, denn nicht alles sei Anpassung. Sie stellen sich unter Anpassungen gewissermaßen besondere Anstrengungen der Natur vor, die sie für schwierige Forderungen der Außenwelt an den Organismus bereit hält. Sehen wir aber näher zu, so sind die Anpassungen keineswegs Ausnahmen, sondern sie sind in so ungeheurer Zahl überall, daß es sehr schwer sein wird, von irgend einer Struktur oder sonstigen Einrichtung nachzuweisen, daß bei ihr Anpassung nicht mitgespielt hat.

Wie oft hat man Selektion den sinnlosen Einwand gemacht, sie könne nichts schaffen, könne nur verwerfen. Gewiß! sie kann weder lebende Substanz schaffen, noch die Variationen derselben. Beides muß ihr geliefert werden. Sie kann nur verwerfen, aber indem sie das Eine verwirft, erhält sie das Andere, summiert es, kombiniert es und schafft auf diese Weise Neues. Alles an den Organismen beruht auf Anpassung, d. h. Alles muß durch die enge Pforte der Selektion eingelassen sein, andernfalls kann es nicht teilnehmen am Aufbau des Ganzen. Man sagt: aber die direkte Wirkung

[1]) Wie dies in vielen meiner früheren Schriften schon ausgesprochen ist. Siehe z. B. „Allmacht der Naturzüchtung", 1893, S. 42.

äußerer Einflüsse (Wärme, Nahrung, Klima usw.)! Gewiß können sie Veränderungen hervorrufen, aber auch diese müssen die Selektionspforte passieren: können sie es nicht, so werden sie verworfen, werden eliminiert aus dem Bestand der Art.

Man möchte vielleicht dagegen geltend machen, daß solche Einflüsse oft eine zwingende Gewalt hätten, der jedes Individuum sich fügen müsse, wo also Selektion keine Wahl mehr habe, anzunehmen oder zu verwerfen. Solche Fälle mag es geben; nehmen wir einmal an, die Kälte der arktischen Zone zwinge sämtliche Säuger, schwarz zu werden, so würde die Folge die sein, daß sie alle von Selektion ausgemerzt würden, daß also dort keine Säuger mehr leben könnten. In den meisten Fällen wird aber die Sache nicht so stehen, sondern ein gewisser Prozentsatz der Individuen wird auch solchen starken Einflüssen widerstehen, und damit ist die Handhabe für Selektion gegeben, die schädliche Variation auszumerzen und trotz alledem eine nützliche, der Erhaltung der Art entsprechende Färbung herzustellen.

Alles beruht auf Anpassung! Wir haben viel von Anpassung der Farbe gesprochen, an der Hand der Beispiele, welche Darwin selbst in den Vordergrund gestellt hat, weil sie auffallend leicht zu konstatieren und zugleich beweiskräftig für Selektion sind. Aber sind es etwa nur die Wüsten- oder Polartiere, deren Farben durch Anpassung bestimmt sind? oder etwa noch die Blattschmetterlinge, und die Mimicry-Fälle, oder die Schreckzeichnungen, die Widrigkeitsfarben, die tausenderlei sympathischen Färbungen? Es ist doch überhaupt niemals allein die Färbung, welche diese Anpassung ausmacht, sondern fast immer spielt auch die Gestalt des Tieres mit und nimmt wesentlichen Teil an der schützenden Verkleidung; also auch hier Zusammenwirken vieler Abänderungen zu einem Gesamtzweck. Dabei ist zu bemerken, daß auch in diesen Fällen keineswegs bloß äußere, sondern immer auch innere Teile mit verändert sind: Die feinsten Elemente des Nervensystems, welche es bewirken, daß der Falter den Instinkt hat, seine Flügel in der Ruhe in eine ganz bestimmte Lage einzustellen, bei dem Blattschmetterling genau so, daß die in zwei Stücken auf Vorder- und Hinterflügel gezeichnete Blattrippe in dieselbe Richtung kommt und so die einheitliche, in schönem Bogen das scheinbare Blatt durchziehende Mittelrippe darstellt. Aber nicht bei

allen Blattschmetterlingen ist der Instinkt der Flügelhaltung genau in derselben Weise reguliert; selbst unsere einheimischen *Vanessa*-Arten mit ihrer schützenden Bodenfärbung der Unterseite haben eine ganz bestimmte Flügelhaltung, so zwar, daß der größte Teil des Vorderflügels im Sitzen vom Hinterflügel bedeckt ist. Nun hat nur der Hinterflügel und die Spitze des Vorderflügels die schützende Färbung, letztere genau so weit, als der Vorderflügel frei liegt. Dies ist, wie Standfuss zeigte, bei unseren zwei nächstverwandten Vanessen in verschiedenem Grade der Fall, bei *V. urticae* weniger weit als bei *V. polychloros*. Die Flügelhaltung war wohl hier, wie bei den meisten Blattschmetterlingen, das Primäre, und die Schutzzeichnung wurde erst ausgebildet, nachdem die Flügelhaltung schon festgelegt war. Jedenfalls ist der Instinkt der Flügelhaltung hier in Abhängigkeit von der Schutzfärbung und muß so wie er ist bleiben, wenn die Schutzfärbung wirksam sein soll. Wie stark Instinkte abändern, d. h. sich anpassen können, zeigen solche Fälle wie der des Holzschmetterlings, *Xylina obsoleta*. Er gleicht täuschend einem Stückchen faulen Holzes, und dieser Schein wird wesentlich durch Abänderung des so vielen Tieren eingeborenen Flüchtungstriebes unterstützt, der hier gewissermaßen in sein Gegenteil umgeschlagen ist. Dieser Falter läuft vor der Gefahr nicht davon, sondern er „stellt sich vielmehr tot", d. h. er zieht Fühler, Beine und Flügel dicht an den Körper und bleibt regungslos liegen. Man kann ihn fassen, aufheben, wieder an den Boden werfen, er rührt sich nicht. Dieser seltsame Instinkt muß wohl gleichzeitig mit der Holzfärbung sich gebildet haben, jedenfalls sind die beiderlei zusammenwirkenden Veränderungen heute vorhanden und beweisen, daß sowohl das Äußere, als die feinsten inneren Strukturen der Nervenzentren hier angepaßt worden sind.

Nun ist aber dasselbe bei allen nicht geradezu bedeutungslosen Formänderungen der tierischen Teile der Fall. Als die Insekten Flügel bekamen, mußte ihnen zugleich der Mechanismus der Flügelmuskelbewegungen eingepflanzt werden, die Muskulatur und der dieselbe automatisch in das richtige Zusammenarbeiten versetzende Nervenapparat. Alle Instinkte beruhen auf zusammengesetzten Reflexmechanismen und sind ebenso unentbehrlich wie die Teile, die sie in Bewegung setzen müssen, und alle können nur durch Selektionsprozesse

entstanden sein, wie ich schon an anderer Stelle ausführlich dargelegt habe.[1])

Also auch im Innern des Organismus, gerade an seinen wichtigsten und kompliziertesten Teilen fehlt es nicht an Anpassungen, vielmehr kann man ruhig sagen, daß kein aktiv wirkendes Organ sich nicht angepaßt hätte an die Bedürfnisse des Organismus in Bezug auf seine Tätigkeit. Jede Drüse ist nicht nur in ihrem Bau bis in die feinsten histologischen Einzelheiten ihrer Funktion, sondern diese wieder ist dem Bedürfnis des Körpers aufs feinste angepaßt. Jede Zelle der Darmschleimhaut ist genau reguliert in ihrem Verhalten den verschiedenen Nahrungssubstanzen gegenüber und verhält sich den Fetten gegenüber anders als den Eiweißsubstanzen oder Peptonen und jede Veränderung in der Funktionierung einer Organgruppe ist von Veränderungen, d. h. Anpassungen der Nervencentren begleitet.

Ich habe früher einmal auf die vielen Anpassungen an das umgebende Medium bei den Walen aufmerksam gemacht, und daran erinnert, daß bei diesen eine große Zahl wichtiger Organe, ja man könnte sagen, alle Organe umgestaltet und den eigentümlichen Bedingungen des Wasserlebens angepaßt sind, obwohl die Vorfahren dieser Wale als Säuger oder Haartiere auf dem Lande gelebt haben müssen. Ich führte eine Reihe dieser Abänderungen an: die Fischgestalt des Körpers, die Haarlosigkeit der Haut, die Umwandlung der Vorderbeine zu Flossen, den Schwund der Hinterbeine und die Entwicklung einer Schwanzflosse, die Specklage unter der Haut als Wärmeschutz für das warmblütige Tier, den Schwund der Ohrmuschel und des Gehörganges, die Verlegung der Nasenlöcher auf die Stirn zur Sicherung des Atemholens bei kurzem Auftauchen, gewisse merkwürdige Veränderungen an den Atmungs- und Zirkulationsorganen zur Ermöglichung des langen Tauchens.

Ich hätte noch manches Andere erwähnen können, denn mit dem Aufgezählten sind noch lange nicht alle erkennbaren Anpassungen der Wale an das Wasserleben erschöpft: sie gehen bis in histologische Strukturen und bis in die feinsten Kombinationen der Nervenbahnen hinein. Denn es liegt auf der Hand, daß eine Schwanzflosse anders gebraucht werden muß, als ein Schwanz, der als Fliegenwedel dient, wie bei den

[1]) „Vorträge über Deszendenztheorie", Jena 1904, S. 117, Kapitel „Instinkt".

Huftieren, oder als Springschwanz, wie beim Känguruh, oder als Kletterschwanz; es gehören dazu andere Reflexmechanismen und Nervenzusammenhänge in den motorischen Zentren.

Ich gebrauchte damals dieses Beispiel, um zu zeigen, wie wertlos die Annahme einer besonderen inneren Entwicklungskraft für die Phylogenese der Arten ist, denn diese ganze Ordnung der Wale ist gewissermaßen zusammengesetzt aus Anpassungen; sie weicht in zahlreichen und wesentlichen Stücken von dem Typus der übrigen Säuger ab, und alle diese Abweichungen sind Anpassungen an das Wasserleben. Wenn aber gerade die wesentlichsten Züge der Organisation auf Anpassung beruhen, was bleibt da noch für eine phyletische Kraft zu tun übrig, die doch gerade die wesentlichen Züge des Baues zu bestimmen hätte?

An eine phyletische Bildungskraft, die nicht bloß eine Komponente aus den bekannten Bildungskräften, Anpassung und Vererbung wäre, glauben jetzt nur wenige noch, aber die Überzeugung, daß Alles an einem Organismus auf Anpassung beruht, ist noch nicht durchgedrungen. Und doch muß ich diese Auffassung heute, wie schon seit lange, für die richtige halten.

Es sei mir noch ein Beispiel gestattet. Die Feder des Vogels ist ein wunderbares Gebilde, von dem niemand leugnen wird, daß es im Ganzen auf Anpassung beruht. Aber was an ihm beruhte etwa nicht darauf? Die hohle Spule, der mit harter, dünner und leichter Rinde und schwammigem Mark erfüllte Schaft, sein viereckiger Querschnitt gegenüber dem runden der Spule, die platten Äste (ramuli), ihre kurzen, mit Häkchen versehenen Seitenästchen, die bei den Flugfedern sich fest ineinander einhaken und gerade so fest ineinander hängen, als es nötig ist, um dem Druck der Luft beim Flügelschlag zu widerstehen, die Leichtigkeit und Festigkeit des ganzen Apparates, die Elastizität der Fahne usw., usw. Man könnte nicht enden, wollte man alles aufzählen.

Und doch ist alles ein Organ, welches nur passiv tätig ist, also nichts mit einem „Lamarck'schen" Prinzip zu tun haben kann. Durch Wärme, Feuchtigkeit, Elektrizität oder spezifische Ernährung kann die Feder auch nicht hervorgezaubert worden sein, also bleibt wieder nur der einzige Rettungsanker der Selektion.

Aber — so wird man etwa einwerfen — die Substanz, aus

der die Feder besteht, diese eigentümliche Art von Hornsubstanz ist doch nicht erst durch Selektion bei der Bildung der Feder entstanden, sie überzog ja schon die Schuppen ihrer Vorfahren, der Reptilien. Gewiß überzog eine ähnliche Hornsubstanz die Schuppe der Reptilien, aber sollte sie dort nicht auch durch Selektion entstanden sein? oder wodurch sonst? da ja diese Schuppen auch passiv nützliche Teile sind. Ja! wenn man nur das Anpassung nennen wollte, was bei der Art, die man gerade ins Auge faßt, neu erworben wurde, dann bliebe freilich vieles übrig, was man nicht auf Selektion beziehen könnte, aber wir setzen doch eine Entwicklung voraus, die über Äonen hinreicht und in deren Verlauf unzählige Anpassungen erfolgten, die nicht nur ephemere Dauer für eine Gattung, Familie oder Klasse hatten, sondern sich über ganze Tierkreise hin fortsetzten, wohl unter steten Neuanpassungen an die spezielleren Bedingungen der Art, Familie, Klasse, aber doch mit Beibehaltung der Grundlage. So blieb die Feder, einmal geworden, bei allen Vögeln erhalten, die Chorda dorsalis und später die Wirbelsäule, einmal durch Anpassung bei den niedersten Formen geworden, durch alles, was wir Wirbeltiere nennen, aufwärts vom Amphioxus, erhalten, wenn auch unter steter Neuanpassung an die spezielleren Bedingungen der betreffenden Gruppen. So ist alles Anpassung, was wir an einem Tier wahrnehmen, Anpassung von heute, von gestern oder von Urzeiten her: jede Zellenart, sei sie Drüsen-, Muskel-, Nerven- oder Haut- oder Skelettzelle, ist ganz bestimmten und spezifischen Funktionen angepaßt, und jedes Organ, welches sich aus verschiedenen solchen Zellenarten zusammensetzt, enthält dieselben im richtigen Verhältnis und in einer bestimmten, der Funktion des Organs am besten dienenden Anordnung, es ist also auch seiner Funktion angepaßt.

Alle Teile des Organismus sind aufeinander abgestimmt, d. h. sind einander angepaßt, und ebenso ist das Ganze des Organismus seinen Lebensbedingungen angepaßt und zwar in allen seinen Entwicklungsstufen und in allen seinen Lebensäußerungen. Ich habe früher einmal zu zeigen versucht, in wie genauer Beziehung die äußeren Lebensbedingungen zur Lebensdauer einer Tierart stehen, wie die Normierung der Lebensdauer also durch die Lebensbedingungen reguliert wird. Ganz ebenso ist es mit den einzelnen Abschnitten des Lebens, mit dem Aufsteigen, der Culmination

und dem Wiederabsinken der Lebensenergie, und der Regulierung dieser Perioden in ihrer Dauer durch Selektion; gänzlich unerwartete Erscheinungen treten auch hier entgegen. Wenn es nötig ist, kann die Entwicklung eine Zeitlang stille stehen, wie die Embryogenese bei manchen unserer Süßwasser-Kruster, oder wie bei der Entwickelung des Reheies im Uterus der Mutter, die Lebensprozesse können beschleunigt oder verlangsamt werden, je nachdem es die Umstände erfordern, wie die mancherlei Latenzperioden bei den verschiedensten Tieren und Teilen von Tieren beweisen. So liegen die Puppen vieler Schmetterlinge in einem Ruhezustand, dessen längere oder kürzere Dauer keineswegs bloß auf der direkten, augenblicklichen Einwirkung der äußeren Einflüsse beruht, sondern vielmehr auf der Anpassung an die Lebensbedingungen, an Einflüsse, welche erst in Zukunft eintreten werden. Die Puppe schlüpft erst aus, wenn die Jahreszeit für das Leben des Schmetterlings günstig zu werden pflegt, und in manchen Fällen ist die Anpassung eine noch weiter voraussehende. Bei manchen Faltern schlüpft von jeder Generation in der nächsten Flugzeit des Schmetterlings immer nur ein Teil aus, ein anderer Teil bleibt still und erst halb entwickelt liegen, um dann später in der folgenden, oder einer noch späteren Flugperiode zum Falter zu werden. Auf diese Weise wird es verhindert, daß bei zufällig sehr ungünstiger Witterung während einer Flugzeit der Art alle Individuen zu Grunde gehen, und die Art lokal ausstirbt; es bleibt immer noch ein Rest von Puppen übrig, von dem eine Flugperiode später neues Leben der Art ausgehen kann. Alles dies beruht nicht auf direkter Einwirkung äußerer Einflüsse, sondern auf Anpassung, auf Regulierung durch Ausleseprozesse.

Bei der Fledermaus findet die Begattung im Herbst statt, die Befruchtung der Eier aber erst im Frühjahr, und während des ganzen Winters verharrt die Masse von unzähligen Samenfäden lebend, aber unbeweglich im Uterus des Weibchens, um erst im Beginn des Frühjahrs, wenn die richtigen Lebensbedingungen für die junge Brut herannahen, die Befruchtung der inzwischen gereiften Eier zu bewirken. Anpassungen überall, ohne Ende, und überall Auslesevorgänge als deren Ursache!

Ich will nicht noch weiter fortfahren, an Beispielen die „Allmacht der Naturzüchtung“ nachzuweisen, nur ein kurzer Rückblick auf das Ergebnis dieser Untersuchung sei mir gestattet.

Das Endergebnis derselben dürfte darin liegen, daß es gelang, den von Darwin und Wallace erschlossenen Prozeß der Selektion als etwas wirklich in der Natur vorkommendes erwiesen zu haben. Wenn auch nur in einer bestimmten Gruppe von Fällen der Nachweis möglich war, daß die Anfangs- und Steigerungsstufen des Prozesses Selektionswert besitzen und daß diese selbst nichts Anderes sind, als die individuellen Unterschiede, als jene kleinsten Variationen, welche ein Individuum vom andern unterscheiden, so ist doch damit die Wirklichkeit von Selektionsprozessen in der Natur erwiesen. Zwischen sexueller und Art-Selektion ist kein Unterschied des Wesens vorhanden, auch nicht ein Unterschied der Züchtungsresultate, sondern nur ein solcher in dem Umfang der durch Auslese veränderten Gruppe von Individuen; von Natur-, oder wie ich sie lieber nennen würde, von Artenzüchtung werden sämtliche Individuen der Art betroffen, von sexueller Selektion nur ein Teil derselben, die männliche oder gelegentlich auch die weibliche Hälfte. Wir haben ja aber gesehen, daß sekundär auch die andere Hälfte der Art umgewandelt werden kann durch erbliche Übertragung dessen, was sexuelle Züchtung in der ersten Hälfte hervorgerufen hatte.

Umgekehrt scheint es auch ganz wohl denkbar, daß Organe, die durch Artenzüchtung hervorgerufen wurden, später durch die Kämpfe der Männchen um die Weibchen bedeutend weiterentwickelt wurden, wie z. B. die Stoßzähne des männlichen Elefanten.

So hängen die beiderlei Ausleseprozesse, welche die Lebewelt umgestalten und ihren Bedingungen anpassen, überall zusammen, wie sie denn auch aus derselben Grundlage hervorgewachsen sind: aus den Variationen, welche Individuum von Individuum scheiden. Dafür — und zugleich damit auch für das wirkliche Vorhandensein von Auslesevorgängen in der Natur haben wir nun den Beweis in den Kämpfen der Männchen um die Weibchen in der Hand, also in alten, längst bekannten, aber nach dieser Richtung bisher nicht verwerteten Tatsachen.

Die Anpassungen sind zahllos: alle Anpassungen aber können vom logischen Gesichtspunkt aus auf Selektion bezogen werden, und es kann höchstens das zweifelhaft bleiben, ob sie auch alle darauf bezogen werden müssen.

Wer nun auch — wie Darwin es noch tat — das Lamarcksche Prinzip als einen Faktor der Artumbildung betrachtet und mit Selektion zusammen die Entwicklung hervorrufen läßt, wird doch zugeben müssen, daß Selektion ausnehmend stark an dieser Entwicklung beteiligt ist. Wer aber mit mir das Lamarck'sche Prinzip für einen täuschenden Schein hält, für den bildet Selektion den einzigen leitenden Faktor der Entwicklung, der aus den erblichen Variationen Neues schafft, indem er dieselben, wie der Architekt die Bausteine teils verwirft, teils beibehält, ordnet und aneinander paßt, so daß ein bestimmter, harmonischer Bau dabei herauskommt. Die Bausteine selbst aber, die Variationen haben ihren Grund in den letzten Lebenseinheiten und den sie abändernden Einflüssen, in jenen kleinsten Lebensteilchen, welche von einer Generation auf die andere übergehen, mögen sie nun allein für sich schon das ganze Lebewesen ausmachen, wie bei Bakterien und allerniedersten Lebewesen (Unterzelligen), oder nur eine Keimsubstanz, wie bei den Ein- und Vielzelligen, aus der dann jedesmal wieder das Ganze sich herausbildet.

Tafel - Erklärung.

Die Fig. 1—4 bilden zusammen einen „Mimicry-Ring", welcher sich aus Arten von drei verschiedenen Familien und vier verschiedenen Gattungen zusammensetzt:

Fig. 1. Lycorea Halia aus der Familie der Danaiden, Bahia.

Fig. 2. Heliconius Eucrate, Familie der Heliconiden, Bahia.

Fig. 3. Melinaea Ethra, Familie der Neotropiden, Bahia.

Fig. 4. Mechanitis Lysimnia, Familie der Neotropiden, Bahia.

Fig. 5 und 6. Perhybris Pyrrha, Männchen und Weibchen, Familie der Weißlinge (Pieriden), Südamerika; das Weibchen (Fig. 6) ahmt eine Heliconide nach, das Männchen zeigt noch die Färbung des Weißlings; nur auf der Unterseite des Hinterflügels hat der Anfang zur Heliconidenfärbung eingesetzt.

Fig. 7 und 8. Dismorphia Astynome, Familie der Weißlinge (Pieriden), Südamerika. Das Männchen (Fig. 7) zeigt auf dem Hinterflügel noch viel Weiß, das Weibchen (Fig. 8) ist vollständig einer Heliconide ähnlich.

Fig. 9. Elymnias Phegea, Familie der Satyriden aus Westafrika, ist Nachahmer von

Fig. 10. Acraea Gea, immune Acraeide aus Westafrika.

Fig. 11. Danais Genutia, immune Danaide von Ceylon.

Fig. 12. Elymnias undularis, Satyride aus Indien, Nachahmerin der vorigen Art.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

ROYAL COLLEGE OF SURGEONS OF ENGLAND
-3 NOV 10
LIBRARY